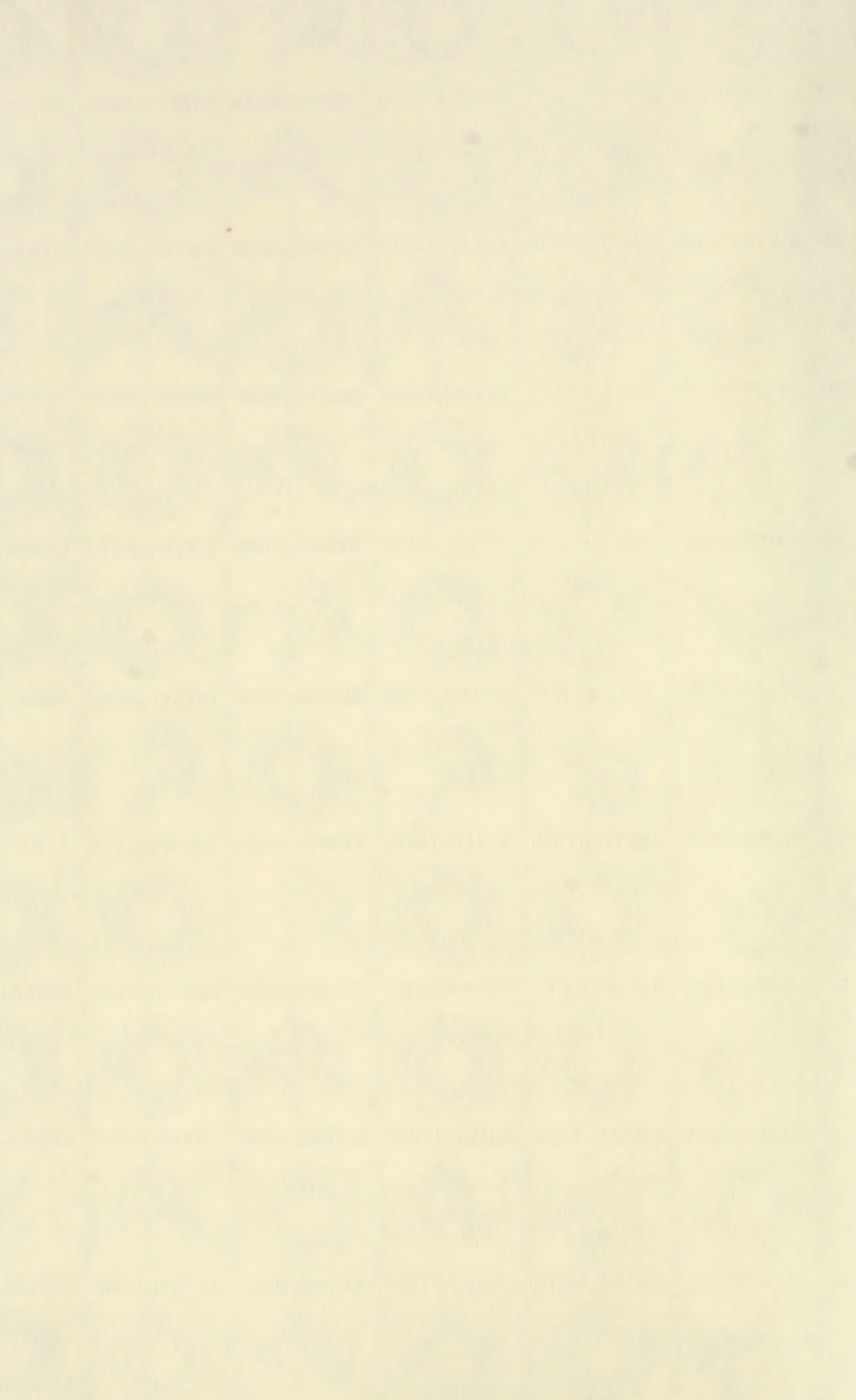



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES





# SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie





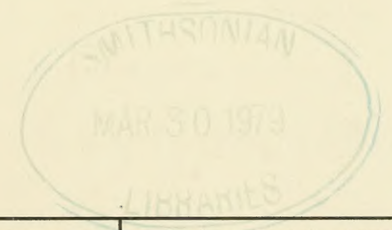

# SPIXIANA

## Zeitschrift für Zoologie

# Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden

(Mammalia, Felidae)

Von **Gustav Peters**






| SPIXIANA | Supplement 1 | München, 31. März 1978 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften mit insgesamt 320 Seiten. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis in Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues collectively containing 320 pages will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.



Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**SPIXIANA – Journal of Zoology**

published by

**The State Zoological Collections München**

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Arbeitsgruppe Wuppertal

# Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden

(Mammalia, Felidae)

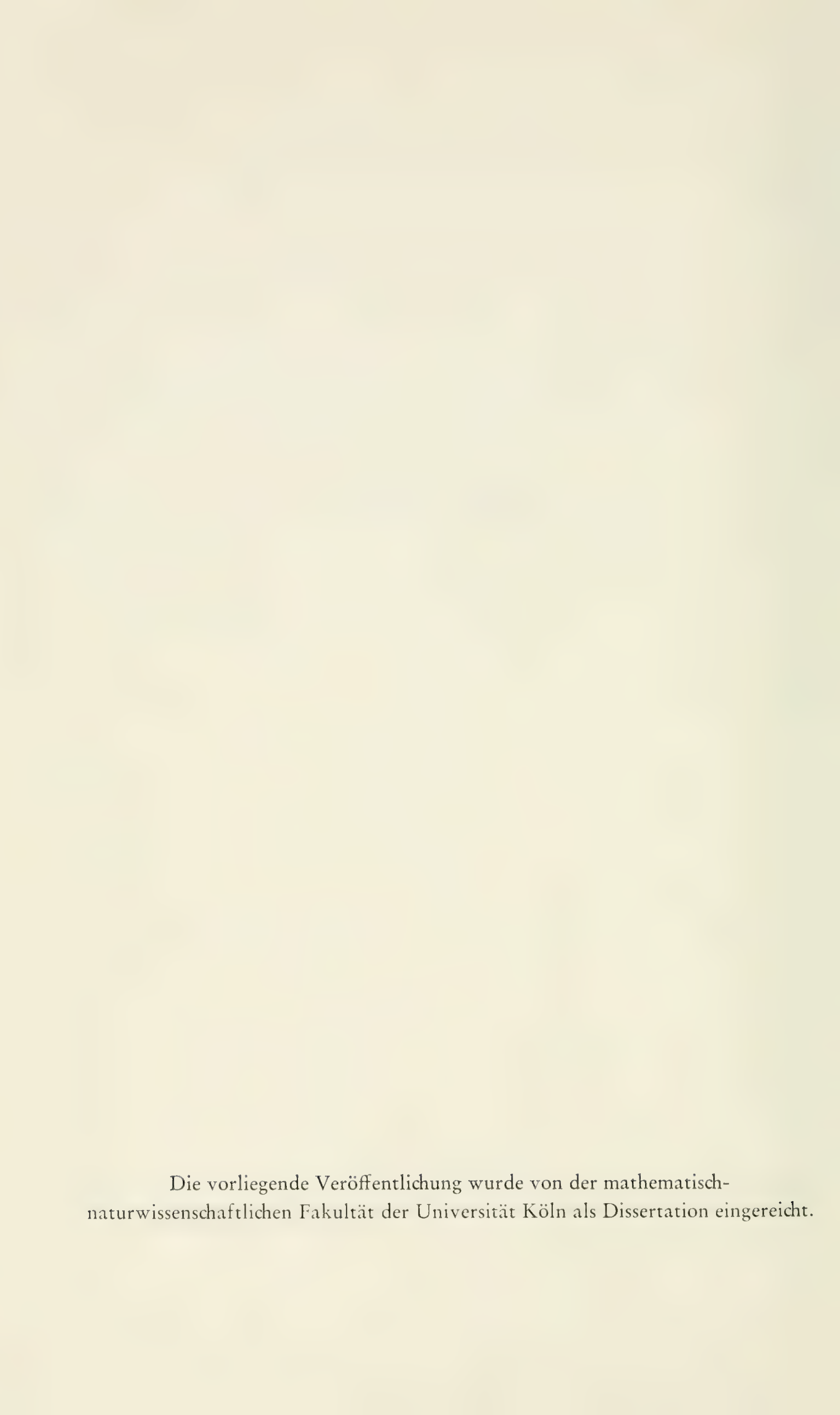
Von Gustav Peters



| SPIXIANA | Supplement 1 | München, 31. März 1978 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|



*Meinen Eltern*



Die vorliegende Veröffentlichung wurde von der mathematisch-
naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Köln als Dissertation eingereicht.

# Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden

Von Gustav Peters

**Abstract**

Comparative investigation of vocalization in several felids

The vocal repertoires of puma *(Puma concolor)*, snow leopard *(Uncia uncia)*, clouded leopard *(Neofelis nebulosa)*, tiger *(Panthera tigris)*, jaguar *(Panthera onca)*, leopard *(Panthera pardus)* and lion *(Panthera leo)* were studied by sound spectrograph analysis. The study incorporated ontogenesis of vocal behaviour in each species as far as recordings were available. Vocalizations typical for agonistic behaviour (spitting, hissing etc.) were not studied. Furthermore the vocal repertoires of the hybrids tigon (male tiger × female lion), leopon (male leopard × female lion) and leguar (male leopard × female jaguar) were analysed spectrographically. All vocalizations are defined in terms of their physical structural characteristics; their function(s) and behavioural situation(s) evoking their articulation are also given.

Homology reasoning based solely on structural criteria and the way a vocalization is produced is applied in an intra - and interspecific comparison of the vocalizations described.

The results of this survey of vocalization in some Felidae are viewed in respect of current theories of animal communication. The homology reasoning and a comparison of the vocal repertoires of the species in this study (including their ontogenesis) add new aspects to the discussion on the systematics of the Felidae, especially for the genus *Panthera* and the relationship of the puma with the other species of this family of the Carnivora.

**Inhalt**

## 1. Einleitung

Mit der Entwicklung geeigneter Hilfsmittel, besonders der Lautspektrographie, haben bioakustische Untersuchungen in den letzten zwei Jahrzehnten einen entscheidenden Anstoß erfahren. Eine Fülle von Arbeiten zu verschiedenen Aspekten der Lautgebung bei Vögeln — entsprechend der Bedeutung von Lautäußerungen im Gesamtverhalten dieser Gruppe — liegt vor (Übersichten in Bremond 1963, Hinde 1969, Thielcke 1970, Thorpe 1961). Größere Aufmerksamkeit haben ebenso die Lautformen der Anura (Blair 1963, 1968) und der Arthropoda (Alexander 1968, Dumortier 1963) gefunden. Eingehende Untersuchungen zum Lautgebungsverhalten der Säugetiere sind im wesentlichen auf einige Gruppen wie die Primates (Andrew 1963 a, b, Epple 1968, Rowell and Hinde 1962, Struhsaker 1967, Winter et al. 1966) und die Ultraschallerzeugung bei den Chiroptera und den Cetacea (Zusammenfassung in Vincent 1963) beschränkt. Einzelne Arten oder Gruppen der Ungulata haben Hunsaker and Hahn (1965), Kiley (1972), der Carnivora Gossow (1970), Huff and Price (1968), Reschke (1960, 1966) und Tembrock (1960 a) bearbeitet. Tembrock (1970) faßt weitere Ergebnisse aus unveröffentlichten Arbeiten zusammen und gibt einen Überblick zum Stand bioakustischer Forschung bei Säugern (1963 a, 1968).

Lautäußerungen lassen sich lautspektrographisch analysieren und in ihren physikalischen Parametern erfassen. Wie kaum ein anderer Bereich des Verhaltensinventars eignen sie sich damit unter bestimmten Voraussetzungen dazu, eine Tiergruppe unter Anwendung der Homologiekriterien auf ihre Verwandtschaftsverhältnisse hin zu untersuchen. So können Strukturmerkmale von Lautformen zur systematischen Gliederung einer Gruppe verwandter Arten beitragen (Orthoptera: Alexander 1962, Faber 1953, Jacobs 1953; Anura: Littlejohn 1959; Aves: Bergmann 1972). Bisher liegen nur wenige Arbeiten über Säuger mit diesem Ansatz vor (Eisenberg 1974, Gossow 1970, Reschke 1960, 1966).

## 1.1 Fragestellung

Die Systematik der Felidae ist auch heute noch nicht befriedigend geklärt (EWER 1973, LEYHAUSEN 1973, SIMPSON 1945). Neben umfassenden Arbeiten (POCOCK 1917, WEIGEL 1961) sind besonders solche zur verwandtschaftlichen Beziehung der größeren Arten Puma, Nebelparder, Irbis, Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe vorhanden (HALTENORTH 1936, 1937, HEMMER 1966, 1968, LEYHAUSEN 1950, ZARAPKIN 1939). Sie führten zu widersprüchlichen Ergebnissen, da die Autoren Merkmalsunterschiede und -übereinstimmungen verschieden bewerten. LEYHAUSEN (1950) und HEMMER (1966, 1968) beziehen die Lautgebung der Arten in ihre Erörterungen ein, bei RESCHKE (1960, 1966) stellt sie den Hauptgegenstand der Untersuchung dar.

Bei Orthopteren (PERDECK 1958), Anuren (BLAIR and LITTLEJOHN 1960) und Vögeln (MARLER 1957) sind bei verwandten sympatrischen Arten die der Anpaarung dienenden Lautäußerungen signifikant verschieden. Spezifische Rufformen der Feliden-Weibchen während der Rolligkeit dürften wohl ebenfalls auf artkennzeichnend unterschiedliche Ausbildung hin selektiert worden sein — zumindest soweit die Arten sympatrisch vorkommen oder zum Zeitpunkt der Artdifferenzierung vorkamen.

Es ist das Ziel dieser Arbeit, die Lautstrukturen der großen Felidenarten zu erfassen und zu charakterisieren, ihre jeweiligen Lautrepertoires aufzustellen und zu prüfen, ob diese Ergebnisse eine Aussage über ihre systematische Stellung zulassen. Dies erfordert, so weit wie möglich auch die Ontogenese der Lautgebung mit zu berücksichtigen. Die Auswertung des von den Arthybriden Tigon, Leopon und Leguar vorhandenen Tonbandmaterials könnte weitere Anhaltspunkte hierzu liefern.

Nicht berücksichtigt werden Lautelemente im Zusammenhang agonistischen Verhaltens, die einander auch bei nicht verwandten Arten oft strukturell sehr ähnlich sind (EIBL-EIBESFELDT 1969, S. 201); so finden sich Fauch- oder Zischlaute u. a. bei Feliden, Vögeln und Schaben. Man darf annehmen, daß diese Laute im Verlauf der Evolution auch auf möglichst eindeutige zwischenartliche „Verständlichkeit“ hin selektiert worden sind. Unberücksichtigt bleiben ferner Lautformen, wie sie verletzte oder schreckende Tiere äußern.

## 1.2 Material und Methoden

Untersucht wurde die Lautgebung folgender Arten:

| | | |
|---|---|---|
| *Puma concolor* | (Linnaeus, 1771) | — Puma |
| *Neofelis nebulosa* | (Griffith, 1821) | — Nebelparder |
| *Uncia uncia* | (Schreber, 1775) | — Schneeleopard, Irbis |
| *Panthera tigris* | (Linnaeus, 1758) | — Tiger |
| *Panthera leo* | (Linnaeus, 1758) | — Löwe |
| *Panthera onca* | (Linnaeus, 1758) | — Jaguar |
| *Panthera pardus* | (Linnaeus, 1758) | — Leopard |

Die Nomenklatur entspricht der leicht revidierten Systematik nach POCOCK (1917), wie sie HEMMER (1966, 1968) und LEYHAUSEN (1973) verwenden.

Mit in die Untersuchung einbezogen sind folgende Arthybriden:

| | |
|---|---|
| Tigon | (♂ Tiger × ♀ Löwe) |
| Leguar | (♂ Leopard × ♀ Jaguar) |
| Leopon | (♂ Leopard × ♀ Löwe) |

Die reziproken Hybriden und weitere zwischen anderen Elternarten, wie sie früher manchmal in zoologischen Gärten gezüchtet wurden (GRAY 1954), waren nicht zugänglich.

Die Beobachtungen und Tonbandaufnahmen erfolgten in Zoos, einige auch bei Zirkusunternehmen und privaten Tierhaltern. Das gesamte Aufnahmematerial umfaßte bei Abschluß dieser Untersuchung 67 Bänder (13 cm-Spule, vorwiegend 360 m Bandlänge). Die Auswertungen basieren auf ca. 1450 Tonbandaufnahmen, die sich wie folgt auf die einzelnen Arten bzw. Hybriden und Entwicklungsalter verteilen (s. Tab. 1; alle Tabellen befinden sich in einem gesonderten Teil am Schluß der Untersuchung).

Eine Einteilung in Altersklassen ermöglicht es, die Jugendentwicklung der Lautäußerungen in ihrem Ablauf aufzugliedern. Bisher ist die Ontogenese der Lautgebung bei Säugetieren kaum untersucht (MARLER 1963). Wie jedoch GOSSOW (1970) bei Musteliden zeigen konnte, lassen sich in der Entwicklung des Lautgebungsverhaltens neben der Abhängigkeit vom Wachstum des Stimmapparates und der Resonanzräume deutliche Beziehungen zur allgemeinen Entwicklung der Motorik und einzelner spezieller Verhaltenskomplexe feststellen. Dementsprechend sind auch in dieser Untersuchung die einzelnen Altersklassen eingeteilt. Die Angaben dazu sind — soweit sie für die einzelnen Arten überhaupt vorhanden sind — im wesentlichen EWER (1973) und SCHALLER (1967, 1972) entnommen. Es bleibt zu bedenken, daß die zeitliche Abgrenzung der Entwicklungsstufen hier nur ein methodisches Hilfsmittel darstellt.

Altersklasseneinteilung:

| | | |
|---|---|---|
| AK I | Geburt — 3 Wochen | Jungtiere sind an den Wurfplatz gebunden; Motorik, Gehör und Sehvermögen noch unterentwickelt |
| AK II | 3 Wochen — 3 Monate | noch weitgehende Bindung an den Wurfplatz; sich entwickelnde Motorik und Sinnesleistungen |
| AK III | 3 Monate — 6 Monate | Motorik und Sinnesleistungen im wesentlichen entwickelt; Verlassen des Wurfplatzes, zunehmend Fleischnahrung |
| AK IV | 6 Monate — 1 Jahr | entwöhnt, weiterbestehende Abhängigkeit im Nahrungserwerb vom Muttertier, Wurfgeschwisterverband |
| AK V | über 1 Jahr | je nach Art verschieden lange Phase der beginnenden Selbständigkeit, bei einigen Fortbestand des Verbandes der Wurfgeschwister mit Muttertier |
| AK VI | adulte, geschlechtsreife Tiere | Alter für die einzelnen Arten unterschiedlich (CRANDALL 1964) |
| AK VII | sehr alte Tiere | sehr alte Tiere (über 15 Jahre) zeigen wahrscheinlich bei Jaguar, Leopard und Löwe Degenerationserscheinungen in einzelnen Lautformen |

Zur Lautaufzeichnung dienten die Tonbandgeräte UHER 4000 Report-L und UHER 4200 Report Stereo, als Mikrofone die Typen SENNHEISER MD 421/2 und SENNHEISER MKH 805; beide haben im Frequenzbereich der untersuchten Lautformen eine weitgehend gleiche Aufnahmecharakteristik. Auf rauscharmen, hochaussteuerbaren Bändern bespielte ich jeweils nur eine Spur mit 19 cm/sec Aufnahmegeschwindigkeit. Die Aussteuerung am Tonbandgerät blieb bei der Aufzeichnung einer zusammenhängenden Folge von Lauten nach Möglichkeit unverändert. Die Aufnahmedistanz überschritt auch bei den lautesten Rufformen nicht ca. 5 m. An jede Aufnahme schließt sich ein aufgesprochenes Protokoll an, das neben der Art, Geschlecht, Alter, Individuum, Datum, Standort auch die Aufnahmebedingungen wie Abstand Lautquelle — Mikrofon, Bewegungen der Lautquelle u. ä., die Situation, in der die Lautartikulation erfolgte, und begleitende Verhaltensweisen des lautgebenden Tieres und eventuell weiterer Artgenossen enthält. Für die spektrographische Auswertung wurden die Laute von einem Tonbandgerät REVOX A 77 (Aufnahmeverzerrung UHER und Wiedergabeentzerrung REVOX: NAB) mit 19 cm/sec auf den Sound Spectrograph VOICEPRINT Model 4691 A überspielt. Hier wie auch anschließend bei der Lautanalyse auf dem VOICEPRINT erfolgte die Aussteuerung des Lautspektrographen über einen angeschlossenen Oszillographen HAMEG HM 312, was gleichzeitig eine erste Übersicht über das Lautbild erlaubt. Nur wenige Aufnahmen überspielte ich zusätzlich mit einer anderen als der ursprünglichen Aufnahmegeschwindigkeit, um das Vorhandensein von Frequenzanteilen in bestimmten Bereichen zu überprüfen; dieses Verfahren eignet sich allerdings nur mit Einschränkungen zur Analyse von Frequenzzusammensetzung und interner Intensitätsverteilung. Die Analyse auf dem VOICEPRINT wurde im quantize (contour) display, Filter WB (300 Hz) und shaping flat (s. z. B. Abb. 1a, 2a) sowie zusätzlich in normal display, Filter NB (50 Hz) und ebenso shaping flat durchgeführt (s. z. B. Abb. 1b, 2b; alle Abbildungen befinden sich in einem gesonderten Teil am Schluß dieser Untersuchung).

Auf einem einzelnen Lautspektrogramm entspricht die Gesamtlänge der Abszisse einer Zeitdauer von 2,4 sec, auf der Ordinate ist der Frequenzbereich zwischen ca. 250 Hz und 7kHz erfaßt; die kHz-Marken erzeugt das Gerät selbst, die Zeitachse ist nicht kalibriert. Die Einstellung des Frequenzbereichs wurde so gewählt, um ohne ständige Änderung der Justierung in beiden Darstellungsweisen zusammenhängend arbeiten zu können; zudem ist nur mit dem Filter WB eine genaue Auswertung der Zeitparameter und der Intensitätsabstufung (im quantize display) möglich. Im Einzelfall habe ich jeweils gesondert überprüft, ob Frequenzanteile unterhalb 250 Hz und oberhalb 7 kHz ausgebildet sind.

Die Auswertung der Lautspektrogramme stützt sich vorwiegend auf die anschließend aufgeführten Parameter; zusätzliche charakteristische Struktureigenschaften sind bei der Besprechung einzelner Lautformen erwähnt.

1. a) Amplitude

   Eine Messung der Originalintensität der Lautäußerungen mit einem Phonmeter wurde nicht vorgenommen. Ein direkter Vergleich der Intensitäten von Lauten aus verschiedenen Tonbandaufnahmen ist somit nicht möglich. Die Angaben zur Intensität einer Lautform entsprechen also einer allgemeinen Einstufung nach dem Höreindruck. Innerhalb einer unter konstanten Aufnahmebedingungen aufgezeichneten Lautfolge ist jedoch ein Vergleich der Intensität der einzelnen Laute möglich.

In den Lautspektrogrammen in der Darstellungsweise „quantize/WB“ liegen Frequenzanteile gleicher relativer Intensitätsstufe innerhalb von Konturflächen gleicher relativer Graustufe. Bei maximaler Aussteuerung lassen sich 8 Intensitätsstufen erfassen, jede umfaßt ein Intervall von 6 dB.

b) Amplitudenänderung im Zeitverlauf
Regelmäßige Intensitätsveränderungen im zeitlichen Ablauf einer Lautform, bisweilen treten auch rhythmische interne Intensitätswechsel auf („fry“, ANDREW 1963 b).

2. a) Frequenzbereich
Umfaßt alle Frequenzanteile, die am Aufbau einer Lautform beteiligt sein können.
Alle Parameter der Frequenzzusammensetzung sind in kHz angegeben.

b) Grundfrequenzanteile
Gibt diejenigen Frequenzanteile über einer mittleren (relativen) Intensitätsstufe an, die in allen Lauten desselben Typus ausgebildet sind.

c) Hauptfrequenzanteile
Umfaßt diejenigen Anteile, in denen eine Lautform ihre höchste Amplitude erreicht. Innerhalb desselben Lautspektrogramms (im „contour display“) sind die Frequenzanteile am intensivsten, die in den Konturflächen mit der dunkelsten Graustufe liegen. Wegen der Geräteeigenschaften des Spektrographen ist es nicht möglich, Anteile größter Amplitude zu bestimmen, wenn diese im basalen Bereich unterhalb ca. 0,25 kHz liegen.

d) Frequenzlücken
In einigen Lautformen fehlen in charakteristischer Weise für Teile oder die gesamte Dauer bestimmte Frequenzanteile oder fallen gegenüber benachbarten darunter und/oder darüber intensitätsmäßig stark ab.

e) Änderung der Frequenzzusammensetzung im Lautverlauf
Gibt die regelmäßige Veränderung des Frequenzaufbaus eines Lautelements als Funktion der Zeit an, sofern sie für die Lautform charakteristisch ist.

3. a) Rufdauer
Gemessen in Sekunden bzw. Zehntelsekunden.
Tonbandaufnahmen innerhalb von Gebäuden waren oft nicht zu vermeiden; bei diesen kann man die Rufdauer nur ungenau messen.

b) Wiederholungsrate in festem Zeitintervall
Bei rhythmischer Reihung werden innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls regelmäßige Anzahlen von Einzellauten erzeugt. Hier sind 2 Sekunden als Intervall gewählt; im Fall regelmäßiger Reihung wird auch die Pausendauer zwischen den einzelnen Lauten angegeben.

4. a) Frequenzverteilung
Anteile und Bereiche mit spektraler und/oder klangartiger Frequenzzusammensetzung im Aufbau einer Lautform (TRENDELENBURG 1950). Weitere Strukturparameter kommen nur bei überwiegend klangartiger Frequenzverteilung zur Auswertung.

b) Formantverlauf
Form der am Rufaufbau beteiligten Formanten und Veränderungen ihres Verlaufs während des Lautes.

c) Tonhöhenunterschied im Verlauf einer Formante
   Gemessen als Quotient zwischen relativ höchsten und tiefsten Frequenzanteilen derselben Formante im Rufverlauf.
   Ein Tonhöhenwechsel innerhalb eines Lautes mit anderen Ursachen als einem Tonhöhenunterschied innerhalb der Formanten ist möglich; die strukturellen Grundlagen eines solchen Merkmals sind bei der jeweiligen Lautform gesondert besprochen.
d) Basalformante („Grundton")
   Frequenzanteile und relative Intensität der basalsten Formante
e) Formantquotient
   Verhältnis der Frequenzanteile der einzelnen Formanten im jeweils gleichen Zeitpunkt zueinander; dabei sind die Anteile der Basalformante gleich 1 gesetzt, und es wird der Quotient für die fortlaufend nächsthöheren Formanten in ihren Frequenzanteilen gegen die der Basalformante gebildet.
f) Hauptformanten
   Frequenzzusammensetzung und Anzahl der Formanten mit der größten Amplitude innerhalb einer Rufform

Weitere Kriterien in der Beschreibung einer Lautform sind:

5. Bildung und Ausformung der Lautäußerung (kehlig, oral, nasal)

6. In- und/oder exspirative Phasen während der Lauterzeugung

7. Körperhaltung, Mitarbeit der Rumpfmuskulatur sowie Öffnung des Mauls bei der Lauterzeugung

Die Angabe einer (Verständigungs-, Mitteilungs-, Signal-) Funktion für einzelne Lautelemente bedeutet, daß diese durch Beobachtungen belegt ist, sie ist nicht notwendigerweise die einzige. Andererseits können auch verschiedene Lautformen im gleichen Funktionszusammenhang auftreten. Die gleichen Überlegungen gelten für die die Lautgebung auslösenden Reize.

### 1.3 Zur Aussagefähigkeit lautspektrographischer Analysen

Wie in der Besprechung einzelner Auswertungsparameter schon teilweise angedeutet, sind lautspektrographische Analysen in ihren Ergebnissen nur teilweise quantifizierbar und müssen in ihren Aussagen relativiert werden, worauf auch Gossow (1970) hinweist. Dies gilt besonders für Angaben zur Intensität einer Lautform und ihrer internen Intensitätsverteilung. Der aufgezeichnete und dann auf dem Lautspektrographen erfaßbare Frequenzbereich eines Lautes wird besonders in den höheren Anteilen erheblich durch die Aufnahmebedingungen (Abstand Lautquelle — Mikrophon u. a.) beeinflußt. Eine zusätzliche Beeinträchtigung in der Auswertung ergibt sich, wenn man in einer zusammenhängenden Lautfolge leise Lautäußerungen neben anderen, wesentlich intensiveren Formen aufzeichnet, wobei die Aussteuerung entsprechend den Lauten mit der größten Amplitude eingestellt ist. Die für eine bestimmte Lautform gefundene Frequenzzusammensetzung ist also diejenige, die der Lautspektrograph unter den jeweiligen Bedingungen noch wiedergibt; entsprechendes gilt ebenso für eine Aussage über Lücken in der Frequenzzusammensetzung.

Die Auswertung der Frequenzparameter ist in ihrer Genauigkeit durch die Geräteeigenschaften des VOICEPRINT festgelegt, die mit dem Filter WB eine Trennschärfe von 300 Hz, mit dem Filter NB von 50 Hz ermöglicht. Die Messung des Tonhöhenunterschieds innerhalb einer Formante und die Ermittlung des Formantquotienten können somit auch nur annäherungsweise erfolgen. Die Feststellung einer spektralen Frequenzverteilung in einer Lautform besagt, daß sie aufgrund der Geräteeigenschaften des Lautspektrographen bei der Auswertung als spektral dargestellt ist.

Eine hohe zeitliche Auflösung ist nur bei Verwendung des Filters WB zu erreichen, so daß eine Kopplung von gleichzeitiger hoher Genauigkeit der Frequenzparameter und dieser Strukturmerkmale nicht möglich ist.

### 1.4 Problematik von Lautgebungsuntersuchungen an Zootieren

Die Untersuchung der Lautgebung dieser Arten in zoologischen Gärten bietet methodisch zwar den großen Vorteil, Beobachtungen und Bandaufnahmen nahezu ständig und für alle Entwicklungsalter aus geringer Entfernung machen zu können — letzteres ist für die exakte lautspektrographische Auswertung unumgänglich —, andererseits sind jedoch die Bedingungen der Zoohaltung möglicherweise nicht ohne Einfluß auf das Lautgebungsverhalten der Tiere. (Zur allgemeinen Problematik von verhaltensphysiologischen Untersuchungen an Zootieren s. Walther 1963).

Durch die Gefangenschaftshaltung erscheinen Veränderungen in der Spontanaktivität der Lautäußerung allgemein oder einzelner Lautelemente, dem Funktionsbezug von bestimmten Lautformen sowie ihrer Auslösung möglich. Ein Einfluß in Gefangenschaft eventuell gestörter Funktionskreise (z. B. Paarungsverhalten, Jungenaufzucht) auf das Lautgebungsverhalten läßt sich ebenfalls nicht ausschließen. Eine genaue Aussage über den Grad der Veränderung ist jedoch in keinem der genannten Fälle möglich. Wo Zusammenhänge dieser Art bei einzelnen Lautelementen wahrscheinlich sind, sind diese bei der Besprechung der jeweiligen Lautform angeführt. Bestimmte Lautäußerungen, wie sie z. B. im Rahmen des Beuteerwerbs eventuell auftreten, kommen bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren vielleicht kaum oder gar nicht vor.

Eine strukturelle Änderung der physikalischen Merkmale der Laute bei Säugetieren, die seit mehreren Generationen nicht mehr im Freiland leben, ist bisher nicht nachgewiesen und sehr unwahrscheinlich. Zudem dürfte durch die Fülle des gesammelten Materials eine eventuell aberrante Ausbildung von Lauten bei einem einzelnen Individuum auffallen.

### 1.5 Nomenklatur der Lautelemente

Mehrere Autoren legen Einteilungskriterien für tierische Lautformen vor. Bei Säugetieren versucht jedoch nur Tembrock (1960 b), allgemeingültig nach strukturellen Gesichtspunkten vorzugehen, während andere Autoren (z. B. Bartholomew and Collias 1962) — meist am Beispiel einer einzelnen Art — die einzelnen Lautformen auch nach ihrer Funktion und der Motivation des lautgebenden Tieres definieren. Funktionale Kriterien sind bei Säugern nur begrenzt anwendbar, denn diese besitzen im Gegensatz etwa zu den Vögeln nur wenige funktional eindeutig bestimmte Lautformen spezifischen Aufbaus. Vielmehr treten häufig Misch- und Über-

gangslautformen auf, ebenso können verschiedene Intensitätsstufen desselben Lautelements verschiedene Funktionen haben. Andererseits ist es aber ebenso auch möglich, daß verschiedene Lautäußerungen in demselben Funktionszusammenhang auftreten.

Diese Arbeit versucht, die Lautformen allein nach ihrer Struktur einzuteilen, kann jedoch das System von TEMBROCK (1960 b) dabei nicht übernehmen, da es teilweise den bestehenden Strukturbeziehungen nicht gerecht wird.

Es zeigt sich, wie schwierig es sein kann, die einzelnen Elemente des Lautinventars von Säugern eindeutig zu benennen. Eine funktionale „Tönung" der Bezeichnung sollte man nach Möglichkeit vermeiden, da sie oft weder tatsächlich Zusammengehöriges umfaßt oder dieses andererseits trennt noch frei von subjektiver Interpretation ist. Einzelne in der Literatur schon vorhandene Termini für Lautäußerungen der untersuchten Arten sind nur so weit übernommen, als sie dieser Forderung gerecht werden und eine Lautform eindeutig beschreiben. Die in einigen Untersuchungen benutzte Methode der lautmalenden Umschreibung des subjektiven Höreindrucks (z. B. HEMMER 1966, 1968, SCHALLER 1967) ist in den wenigsten Fällen geeignet, das spezifische Lautelement exakt zu beschreiben und dem Leser eine auch nur annähernde Vorstellung von dessen Lautcharakter zu vermitteln. Dies gilt besonders für solche allgemeinen Begriffe wie Brummen, „klagender" Ruf u. ä. Auch wegen der großen Intensitätsunterschiede in der Artikulation des gleichen Lauttyps und der vielfältigen Mischformbildung bei Säugetierlauten stellen derartige Einteilungen ein meist außer vom Autor selbst wohl kaum reproduzierbares Verfahren dar.

## Danksagung

Meinem Doktorvater, Herrn Professor Dr. Dr. H. Engländer, danke ich für seine Förderung und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit, Herrn Professor Dr. P. Leyhausen, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Arbeitsgruppe Wuppertal, für den Arbeitsplatz in seinem Institut und seine wissenschaftliche Betreuung sowie dafür, daß er mir sein Tonbandarchiv zur Auswertung überließ; Frau B. A. Tonkin danke ich für ihre Hilfe bei der Übersetzung der englischen Textteile und manch interessante Information.

Für ihre bereitwillige Hilfe und großzügige Unterstützung bei Tonbandaufnahmen möchte ich meine Dankbarkeit ausdrücken: Im Zoo Amsterdam den Herren Dr. E. F. Jacobi, Dr. B. M. Lensink, D. Dekker; im Zoo Basel den Herren Prof. Dr. E. M. Lang und Dr. H. Wakkernagel; im Ruhr-Zoo Gelsenkirchen Herrn Dr. E. Rühmekorf; im Zoo Hannover Herrn Dr. L. Dittrich; im Zoo Helsinki den Herren Dr. I. Koivisto und G. Stüwe; in Howletts Park Mr. J. Aspinall; im Zoo Köln den Herren Dr. W. Windecker, Dr. M. Gorgas, Dr. W. Kühme; im Zoo Krefeld Herrn Dr. W. Encke und Herrn Dr. P. Vogt; im Münchner Tierpark Hellabrunn Herrn Dr. A. Wünschmann; im Zoo Rotterdam den Herren Ir. D. van Dam und S. J. Tinkoczy; im Tierpark Salzburg Herrn H. Windischbauer; im Zoo Wassenaar den Herren Louwman und Nagtegaal; im Tierpark Wien-Schönbrunn Herrn Dr. W. Fiedler; sowie Herrn W. Scheffel, Bischofsheim.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Dr. G. Haas, Zoologischer Garten Wuppertal, dessen Gastfreundschaft diese Untersuchung wesentlich erleichterte.

Nicht vergessen möchte ich die Raubtierpfleger all dieser zoologischen Gärten, die mir mit großer Ausdauer geholfen haben.

## 2. Lautrepertoires der adulten Tiere

Die Lautformen der einzelnen Arten sind im anschließenden Abschnitt in ihren Merkmalen jeweils nach dem gleichen Auswertungsschema beschrieben. Die Reihenfolge der Besprechung der Lautelemente folgt einem einheitlichen Muster; alle Abbildungen der dazugehörigen Lautspektrogramme befinden sich am Schluß der Untersuchung in einem gesonderten Teil. Die Laute sind in ihren typischen Strukturmerkmalen besprochen, Mischformbildungen sind nur vereinzelt erwähnt.

### 2.1 Puma *(Puma concolor)*

Ausführungen zu Lautformen und dem Lautgebungsverhalten dieser Art finden sich in einer Reihe von Veröffentlichungen. Eine Zusammenfassung vornehmlich aus Jagdberichten geben Young and Goldman (1946). Tembrock (1970) bietet eine tabellarische Aufstellung, eingehendere Untersuchungen führten Rabb (1959) und Reschke (1960) aus. Als wesentliche Lautelemente des Pumas beschreiben alle Autoren eine große Vielfalt von Mauzern, von den anderen lassen sich nur das Schnurren, das Gurren und der Vogelruf anhand der gegebenen Beschreibungen identifizieren, weitere kaum.

Allgemein sind Pumas wenig ruffreudig, am ehesten hört man noch den pfiffähnlichen sehr hellen Vogelruf. Er dürfte dem bei Young and Goldman (1946) beschriebenen „whistle" entsprechen. Nur rollige und Junge führende Weibchen äußern ziemlich regelmäßig Laute.

#### 2.1.1 Vogelruf (s. Abb. 1—6)

Diese Lautform ist die häufigste, sie klingt angesichts der Körpergröße des Pumas überraschend hell, ähnlich einem kurzen — manchmal auch geringfügig gedehnten —, hohen Pfiff. Besonders Junge führende Weibchen äußern den Vogelruf. Die Körperhaltung und -bewegung bei der Lauterzeugung ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist meist nicht festzustellen. Das Maul öffnet sich je nach der Intensität des Rufes verschieden weit, bei leisen Formen bleibt es fast geschlossen, und nur die Oberlippe hebt sich etwas. Bei größerer Lautstärke öffnet es sich weit, und die oberen Caninen sind sichtbar.

Neben der relativ häufigen Spontanartikulation des Vogelrufes, wo ein auslösender Reiz nicht zu bestimmen ist, lassen sich mehrere Verhaltenszusammenhänge nennen, in denen er mit großer Regelmäßigkeit auftritt. Trennt man die Jungen vom Muttertier, so beginnt dieses, nach kurzer Zeit den Vogelruf mit zunehmender Intensität zu äußern. Die Jungtiere antworten daraufhin meist mit einem entsprechenden Laut. In einer Gruppe von mehreren erwachsenen Pumas löst der Vogelruf eines Tieres ziemlich sicher auch den gleichen Laut bei weiteren aus. Die Antwortbereitschaft ist besonders groß bei führenden Weibchen und jüngeren Tieren unter zwei Jahren — auch auf eine Imitation des Lautes seitens des Beobachters. Miteinander vertraute Pumas einer Gruppe reagieren auf die Trennung voneinander mit Vogelrufen, sie äußern sie meist auch bei der Wiederbegegnung. Die Funktion des Vogelrufes liegt im wesentlichen im Dienste des Zusammenhalts einer Gruppe von Tieren im Nahbereich, besonders wohl im Verband der Jungtiere und subadulter Tiere mit der Mutter.

Er schwankt in seiner Intensität zwischen sehr geringer bis mittlerer Lautstärke. Die Amplitudenverteilung innerhalb des Rufes als Funktion der Zeit entspricht

trotz einiger Variabilität meist einem Grundmuster. Die höchste Intensität findet sich um die Rufmitte, Rufbeginn und -ende sind weniger lautstark. Insgesamt ist die Intensitätsverteilung über die Gesamtdauer des Rufes jedoch ziemlich gleichförmig, d. h. große Lautstärkenunterschiede treten in seinem Verlauf nicht auf. Die Lautdauer schwankt zwischen 0,15—0,7 sec. Vogelrufe können, auch zusammen mit anderen Lautelementen, in Lautfolgen gereiht sein, darin bestehen zwischen den Einzelrufen keine regelmäßigen Pausen. Diese Rufform des Pumas kann Frequenzanteile im Bereich zwischen 0,5 — über 7 kHz enthalten, allerdings zeigen auch die Rufe desselben Individuums hier eine wohl u. a. intensitätsabhängige erhebliche Variationsbreite. Die Anteile mit großer Amplitude sind im Bereich von 1 bis 5 kHz ausgebildet, diejenigen mit der größten zwischen 1,2—4,2 kHz, in der Mehrzahl der ausgewerteten Laute unterhalb von 2,5 kHz. In der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform treten keine regelmäßigen Lücken auf, wohl ergeben sich aufgrund seiner Struktur Bereiche, in denen in Teilen des Rufverlaufs keine Anteile ausgebildet sind. Deutlich ist im Lautspektrogramm diese zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus der Vogelrufe. Als Grundform dürfte ein Verlauf anzusehen sein, der eine durchgehende, symmetrische Bogenfigur darstellt: Im Rufbeginn setzt der Laut sich aus relativ tiefen Anteilen zusammen, zur Rufmitte hin sind es ansteigend höhere, danach erfolgt zum Rufende hin wieder ein Abfall, das Ende des Lautes hat dann wieder die gleiche Frequenzzusammensetzung wie der Beginn (s. Abb. 1, 2). Die abgewandelten Ausbildungen des Vogelrufes sind aus diesem Grundmuster durch Reduktion abzuleiten (s. Abb. 3—6). Der ansteigende Anfangsteil und der abfallende Schenkel des Bogens in der zweiten Rufhälfte können jeweils teilweise oder nahezu vollkommen reduziert sein. Ebenso können beide durch eine kurze Pause in der Rufmitte von unter 0,1 sec getrennt sein, womit ein zweiteiliger Laut entsteht (s. Abb. 6, zweiter Laut).

In allen Varianten des Vogelrufes sind Intensitätsverteilung und Frequenzzusammensetzung meist so korreliert, daß die Anteile mit der größten Amplitude in der relativ höchsten Stelle des Bogens ausgebildet sind. In der Mehrzahl sind die bisher aufgezeichneten Vogelrufe überwiegend klangartig in ihrer Frequenzverteilung, daneben sind jedoch Bereiche spektraler Überlagerung auch vielfach vorhanden. Steigende Intensität der Laute scheint mit einer Zunahme des Anteils spektraler Frequenzverteilung im Rufaufbau verbunden zu sein. Die Form der Formanten läßt sich bei aller Abwandlungsfähigkeit auf eine Bogenfigur zurückführen, die auch schon in der Darstellungsweise „contour" sichtbar ist und die allgemeine zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung wiedergibt; die Formanten verlaufen in einem umgekehrten U-Bogen, der unterschiedlich reduziert sein kann. Bisweilen treten auch noch zusätzliche geringe Tonhöhenschwankungen innerhalb dieses Bogens auf. Wie auch das menschliche Ohr feststellen kann, wird im Verlauf des Vogelrufes ein oft erheblicher Tonhöhenunterschied überwunden, der allerdings auch in den Rufen desselben Tieres stark in seiner Größe variieren kann. Zwischen den relativ höchsten Anteilen innerhalb einer Formante in der Bogenkrümmung um die Rufmitte und den tiefsten in Rufbeginn und -ende kann der Tonhöhenwechsel bis zu 4:1 betragen, ist meist jedoch geringer. Bei Reduktion des Bogenverlaufs der Formante können zwischen Rufbeginn und -ende auch Tonhöhenunterschiede bis zu 3:1 (s. Abb. 5) bzw. 1:3 (s. Abb. 3), je nach Art der Reduktion, bestehen.

Die Basalformante setzt sich bei unterschiedlicher Lage aus Anteilen zwischen 0,5—3 kHz zusammen und ist häufig die intensivste. Vogelrufe bestehen in ihrem

Aufbau durchweg nur aus wenigen intensiven Formanten (2—4), weitere sind oft nur partiell im Rufverlauf und mit geringer Amplitude ausgebildet. Der Formantquotient ergibt sich in einem aus zwei Formanten zusammengesetzten Laut mit 1:2.

2.1.2 Mauzen (s. Abb. 7—10)

Mauzlaute treten häufig in Lautfolgen neben Vogelrufen auf. Sie sind von diesen nach dem Höreindruck durch die allgemein tiefere Frequenzzusammensetzung und den weniger reinen Klang bei geringerem Tonhöhenwechsel innerhalb des Lautes zu unterscheiden. Beide Rufformen können allerdings fließend ineinander übergehen, sie sind also Elemente eines Lautkontinuums. Die Mauzlaute stellen die einzige weitere Rufform des Pumas dar, die mit einiger Regelmäßigkeit auftritt, auch sie vornehmlich bei Junge führenden Weibchen. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Mauzer ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist kaum feststellbar. Das Maul ist je nach der Intensität des Lautes sehr unterschiedlich weit geöffnet, in den lauteren Formen sind die Oberlippen so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge sichtbar sind. Hinsichtlich Auslösung und Funktion ist nach den vorliegenden Beobachtungen keine Trennung des Mauzens vom Vogelruf möglich, seine Funktion dürfte auch im wesentlichen darin liegen, den Zusammenhalt einander vertrauter Tiere im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Mauzlaute des Pumas ist über einen großen Bereich variabel. Die Intensitätsverteilung innerhalb dieser Lautform ist meist ziemlich homogen, im Rufverlauf treten also keine deutlichen Lautstärkenschwankungen auf. Formen, die aus mehreren Einzellauten zusammengekoppelt sind, können dagegen ein mehrfaches An- und Abschwellen der Amplitude aufweisen. Bisweilen kommen auch Ausbildungen des Mauzens mit Anlaut vor; in diesen besteht dann einmal der Intensitätsunterschied zwischen dem leisen Anlaut und dem Hauptteil des Rufes, zudem ist zwischen den beiden Elementen noch ein kurzzeitiger Abfall in der Lautstärke ausgebildet (s. Abb. 7). Die Ruflänge der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3—1,2 sec, ihre Reihung zu Lautfolgen, meist zusammen mit anderen Rufformen, erfolgt arhythmisch. In den Mauzlauten können Frequenzanteile zwischen 0,3 bis 7 kHz vorhanden sein, sie sind weitgehend kontinuierlich ohne Lücken fast über den gesamten Bereich verteilt. Die Lage der Anteile mit großer Amplitude schwankt je nach der Tonhöhe des Lautes im Bereich von 0,5—5 kHz, die intensivsten finden sich zwischen 1,5—2,5 kHz. Eine Veränderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit im Rufverlauf ist wenig deutlich, läßt jedoch meist ein leichtes Vorherrschen der relativ höheren Anteile um die Rufmitte erkennen, während der Beginn und das Ende des Lautes tiefere Frequenzen in ihrem Aufbau haben; diese setzen teilweise ziemlich simultan ein und brechen ebenso am Rufende wieder ab. In den Formen mit Anlaut ist dieser in seiner Frequenzzusammensetzung beschränkt, der vorher beschriebene Aufbau gilt für den Hauptteil des Lautes im Anschluß an den Anlaut.

Die Frequenzverteilung in den Mauzern ist meist zu einem erheblichen Grad spektral, einzelne Rufe lassen sogar keinen Formantaufbau mehr erkennen, in der Mehrzahl sind Formanten jedoch zumindest partiell im Rufverlauf noch ausgebildet, wenn auch oft breit spektral verwischt. Die Formanten verlaufen in einem Bogen geringer Überhöhung, der teilweise auch etwas abgewandelt sein kann. In den aus zwei oder mehr Einzelmauzern gekoppelten Formen dieses Lautes findet sich diese Bogenfigur dann mehrfach. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante

ist unterschiedlich groß, er beträgt höchstens 2:1, in den meisten Rufen deutlich weniger. Dabei sind die relativ höchsten Frequenzanteile um die Rufmitte, die tiefsten im Beginn und Ende des Mauzers ausgebildet. Die Basalformante findet sich mit unterschiedlicher Amplitude und Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,3 und 0,7 kHz, darunter sind meist noch spektrale Anteile geringerer Intensität vorhanden. In der Mehrzahl der Mauzer sind im Bereich zwischen 1 und 4 kHz mehr als vier Formanten großer Intensität ausgebildet, dazwischen sind Anteile geringerer Amplitude und spektraler Verteilung vorhanden. Der Formantquotient beträgt 1:2:3:4: . . .

### 2.1.3 Hauptruf (s. Abb. 11—16)

Der Hauptruf stellt die lautstärkste Rufform des Pumas dar. Er läßt sich als mauzartiger Schrei beschreiben, dessen Anfang deutlich heller klingt als die zweite Lauthälfte. Bisher ließ sich diese Lautform nur bei einem weiblichen Tier während der Rolligkeit und ziemlich regelmäßig bei einem Männchen beobachten. Die Tiere artikulieren die Hauptrufe vorwiegend im Stehen, seltener auch in der Bewegung oder im Sitzen; die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar. Im ersten Teil des Rufes ist das Maul weit aufgerissen, und die oberen Caninen stehen meist in ihrer vollen Länge frei, in der zweiten Rufhälfte ist das Maul wieder mehr geschlossen, die Zähne sind nur noch partiell sichtbar. Während im Falle des Männchens keine gesicherte Aussage zur Auslösung dieser Rufform möglich ist, sind die Zusammenhänge bei dem Weibchen eindeutig. Dieses war in einigen Hitzeperioden von dem im gleichen Gehege lebenden männlichen Tier nur wenige Male in den ersten Tagen der Rolligkeit gedeckt worden, danach zeigte der Kater dann keine weitere Paarungsaktivität mehr. Während der folgenden Tage des Östrus äußerte dann das Weibchen sehr häufig den Hauptruf in langen, homotypen Lautfolgen. Es ist anzunehmen, daß die Artikulation dieser Rufform bei den Pumaweibchen im wesentlichen auf die Zeit der Rolligkeit beschränkt ist und wahrscheinlich auch mit durch diesen physiologischen Status ausgelöst wird. Ihre Funktion dürfte es sein, paarungsbereite Männchen anzulocken bzw. diesen durch die Rufe die Lokalisation des rolligen Weibchens zu erleichtern.

Die Intensität der Hauptrufe ist durchweg hoch, es kommen aber auch Formen nur relativ mittlerer Lautstärke vor; diese bilden den Übergang zu den Mauzern geringerer Amplitude. Mauzen und Hauptruf sind Elemente eines Lautkontinuums, im Bereich mittlerer Intensität sind beide nicht voneinander zu trennen. Im Zeitverlauf der Hauptrufe treten keine signifikanten Änderungen der Lautstärke auf, die größte Amplitude ist meist um die Rufmitte erreicht. Im Rufbeginn setzen nahezu alle am Aufbau beteiligten Frequenzen weitgehend simultan mit einheitlich hoher Intensitätsstufe ein. Aus mehreren einzelnen Hauptrufen gekoppelte Formen weisen meist deutliche interne Lautstärkenschwankungen auf. Entsprechend variabel ist die Dauer der einzelnen Rufe, da auch die erste hellerklingende Rufhälfte und der tiefere zweite Rufteil unterschiedlich gedehnt werden können. Die Länge der Einzelrufe beträgt zwischen 0,6—1,5 sec, gekoppelte Laute (s. Abb. 16) im vorliegenden Tonbandmaterial sind bis zu 3,4 sec. lang. Meist sind die Hauptrufe in homotypen Lautfolgen arhythmisch gereiht, einzelne Rufe sind selten.

Am Aufbau dieser Rufform können Frequenzanteile zwischen 0,2 und 7 kHz beteiligt sein. Die Anteile zwischen 0,6 und 5 kHz können große Amplitude erreichen, weisen aber eine deutliche Gliederung in eine überwiegend höherfrequente erste und

eine vorherrschend tieferfrequente zweite Rufhälfte auf. Die intensivsten Frequenzanteile liegen in den Rufen des Weibchens meist im Übergang zwischen erstem und zweitem Rufteil um 2,5 kHz, Anteile in der zweiten Rufhälte bei 0,7 kHz sind von kaum geringerer Amplitude. Die Rufe des Männchens erreichen ihr Intensitätsmaximum durchweg in der ersten Lauthälfte zwischen 2,5—3 kHz. In vielen Hauptrufen fehlen im Beginn für 0,1—0,2 sec die Frequenzanteile unterhalb von 1 kHz, die dann besonders gegen Ende des Rufes von hoher Intensität sind. Auch der Höreindruck läßt eine deutliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf erkennen. Der Anfang ist reich an hohen Anteilen, die oberhalb 1 kHz weitgehend simultan einsetzen, gegen Rufende herrschen im wesentlichen tiefe Frequenzen unter 3 kHz vor, hohe sind sukzessive abfallend meist nicht mehr ausgebildet. Im vorliegenden Tonbandmaterial finden sich Hauptrufe sehr unterschiedlicher Frequenzverteilung; während bei dem Weibchen neben überwiegend spektralen Formen auch solche nahezu rein klangartiger Zusammensetzung vorkommen (s. Abb. 12), sind die Rufe des Männchens vorherrschend spektral. Eine direkte Abhängigkeit des geräuschhaften Aufbaus von der Intensität der Rufe scheint nach den Beobachtungen an diesem Tier nicht gegeben. Insgesamt ist die erste hellere Lauthälfte in ihrer Zusammensetzung eher spektral als das tieferklingende Lautende. Die weiteren Ausführungen zum Formantaufbau beziehen sich auf die Auswertung der Rufe des weiblichen Tieres. Die Form der Formanten ist im ersten Rufteil ein Bogen, der zum Rufende hin in einem langgezogenen, abfallenden Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist deutlich und kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten am Rufende bis zu 3:1 betragen, ist in der Mehrzahl der Rufe aber geringer; ebenso kann der Tonhöhenunterschied zwischen Rufbeginn und -ende im Verlauf derselben Formante ungefähr 2:1 sein. Die Basalformante ist nur schwach in der zweiten tieferfrequenten Rufhälfte im Bereich unterhalb von 0,4 kHz ausgebildet. In beiden Lauthälften sind zwischen 5 und 8 Formanten von großer Amplitude vorhanden, der Formantquotient ist 1:2:3:4:5: . . . Nur wenige Formanten sind durchgehend im gesamten Rufverlauf von hoher Intensität, ansonsten liegen die intensiven Anteile im ersten Rufteil auf anderen Formanten als im zweiten. Auch diese Intensitätsverlagerung bewirkt den gut hörbaren Tonhöhenwechsel im Hauptruf mit.

2.1.4 Zusammengesetzter Rolligkeitslaut der Weibchen (s. Abb. 17—25)

Weibliche Pumas besitzen eine weitere Lautform, die wesentlich häufiger als der vorher besprochene Hauptruf während der Rolligkeit zu hören ist. Sie besteht aus zwei verschiedenen Lautelementen, die aneinandergekoppelt und sich teilweise überlagernd nahezu kontinuierlich meist alternierend geäußert werden. Die intensivere Komponente stellen Mauzlaute dar, die durch das leisere Schnurren verbunden sind. Selten sind beide rein nebeneinander ausgeprägt, meist ist die Schnurrphase stark vom Mauzen überlagert, und auch dieses kann vielfältig abgewandelt sein. Besonders bei jungen Weibchen sind die Mauzer oft eher vogelrufartig ausgebildet. Rollige Weibchen äußern diese zusammengesetzte Lautform über mehrere Tage oft stundenlang mit nur kurzen Pausen in wechselnder Intensität; dabei sind allerdings große individuelle Unterschiede in der Häufigkeit und Lautstärke dieser Rufe möglich. Bisher konnte sie nur bei weiblichen Tieren in der Hitzeperiode festgestellt werden. Die Körperhaltung bei der Artikulation dieser Lautäußerung ist weitgehend fixiert,

selten wird sie im Stehen, Gehen oder Sitzen gerufen, in charakteristischer Weise vielmehr in tiefer Hocke oder im Liegen. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist bei intensiver Ausprägung der Mauzkomponente sichtbar. In der Schnurrphase bleibt das Maul weitgehend geschlossen, bei lautstarker Mauzphase ist es sehr weit aufgerissen; es werden aber auch Mauzer artikuliert, bei denen sich die Oberlippe nur leicht anhebt und das Maul fast geschlossen bleibt. Das Mauzen ist exspirativ erzeugt, die Schnurrkomponente wird während des Aus- und Einatmens erzeugt, die inspirative Phase ist schwächer oder kann auch ganz fehlen. Bei der Überlagerung der beiden verschiedenen Lautelemente können auch im Mauzen inspirative Anteile auftreten. Die Artikulation des zusammengesetzten Rolligkeitslautes dürfte durch den physiologischen Zustand des Östrus ausgelöst werden. Seine Funktion scheint in der Anlockung paarungsbereiter Männchen zu liegen, zumindest wohl in den intensiven Ausprägungen. Wegen der großen Varianz dieser Rufform sind im wesentlichen die Strukturmerkmale der intensiven Form behandelt.

Die Intensitäten der Mauz- und Schnurrphasen sind absolut und in ihrer Relation zueinander unterschiedlich. Bei leiser Ausprägung der Mauzer bzw. Vogelrufe kann die verbindende Schnurrphase ganz fehlen oder beide Lautelemente sind so weitgehend überlagert, daß sie eine wenig intensive Mischlautform mit Übergewicht des Schnurrens bilden (s. Abb. 17). Bei mittlerer Lautstärke der Mauzkomponente ist das verbindende Schnurren meist ausgebildet (s. Abb. 22), bei großer Intensität der zusammengesetzten Lautäußerung verändert auch die Schnurrphase den Lautcharakter stark durch die Überlagerung mit der nun hauptrufähnlichen Mauzkomponente (s. Abb. 25). Auch in dieser überlagerten Schnurrphase erfolgt aber weiterhin ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber der Mauzkomponente. Neben dem deutlichen Intensitätsunterschied zwischen den beiden Bauelementen dieser Rufform sind noch weitere Veränderungen der Amplitude im Zeitverlauf des zusammengesetzten Lautes zu erkennen. Einmal ist die Mauzkomponente oft zweiteilig mit einem kurzen leiseren Anlaut und folgend dem intensiven Hauptteil des Lautes ausgebildet — zwischen beiden Lautteilen kann eine Phase bis zu 0,1 sec liegen, in der ein deutlicher Intensitätsabfall erfolgt (s. Abb. 22, 23). Zum anderen weist die Schnurrphase einen internen rhythmischen Intensitätswechsel zwischen sehr kurzen Phasen höherer und geringerer Amplitude auf, die in den intensiven Formen wegen der Überlagerung durch Mauzen allerdings kaum ausgebildet sind.

Die Ruflänge als Merkmal des zusammengesetzen Lautes läßt sich nicht angeben, auch nicht einzeln für die beiden Strukturkomponenten, denn wegen der gegenseitigen Überlagerung ist eine Abgrenzung beider voneinander nicht möglich. Zudem kommen je nachdem, ob die inspirative Phase in der Schnurrkomponente ausgebildet ist und auf diese Weise mehrere zusammengesetzte Laute aneinander gekoppelt werden, Lautäußerungen sehr unterschiedlicher Dauer zustande. Zusammenhängende Artikulationen von mehr als 30 sec bis mehreren Minuten sind möglich; darin können kurze Phasen von ca. 0,1 sec Dauer ohne Lauterzeugung auftreten, während der wahrscheinlich eingeatmet wird. Eine regelmäßige Wiederholungsrate der beiden Elemente im Verlauf der zusammengesetzten Rufform ist nicht festzustellen. Beide können in sich unterschiedlich gedehnt und miteinander überlappt sein, auch ist die Abfolge nicht immer streng alternierend, und mehrere Mauzer können zu einem zusammenhängenden Laut gekoppelt sein.

Die Mauzlaute setzen sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,2 — über 7 kHz zusammen, in der Schnurrphase sind je nach dem Grad der Überlagerung mit dem

Mauzen Anteile von 0,2—1,0 bis 0,2—5,0 kHz vorhanden. Relativ große Amplitude erreichen im Mauzteil Frequenzen zwischen 1—5 kHz, in der Schnurrkomponente die unter 0,8 kHz. Das Maximum in der Intensitätsverteilung findet sich in den Mauzern in unterschiedlicher Lage von 1,5—4 kHz. Neben dem schon erwähnten weitgehenden oder völligen Fehlen von Frequenzanteilen nach dem Anlaut des Mauzers ist auch bei der Verschmelzung dieser beiden Rufteile das Fehlen von Frequenzen unter 1 kHz im Beginn der intensiven Mauzer deutlich. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Ablauf der zusammengesetzten Rufform fällt besonders im unterschiedlichen Aufbau ihrer beiden Komponenten auf. Die einteiligen Mauzer zeigen in ihrem Beginn ein weitgehend simultanes Einsetzen aller ihrer Frequenzanteile, im Übergang zur Schnurrphase fallen die hohen sukzessive aus. Die Frequenzverteilung weist allgemein große Bereiche spektraler Überlagerung auf, läßt jedoch in der Mauzkomponente den Verlauf der Formanten meist noch erkennen. Die Schnurrphase ist in reiner Ausprägung voll geräuschhaft, läßt mit zunehmender Vermischung mit den Mauzern aber auch einen Formantaufbau deutlich werden. Die Formantform ist ein Bogen mit unterschiedlich langem, ansteigendem Schenkel und gedehntem, abfallenden, im Mauzanteil und in dessen Überlagerung mit dem Schnurrelement fast geradlinigem Verlauf. Der Tonhöhenwechsel innerhalb derselben Formante in dem Mauzanteil kann zwischen dem Beginn und dem Ende des Lautes bis zu 2:1, zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten am Ende bis zu 3:1 betragen, entsprechend also auch gegenüber der Schnurrphase.

Die Basalformante ist mit sehr unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung in der Mauzkomponente nur schwach ausgebildet, die Formanten mit großer Amplitude finden sich meist zwischen 2 und 3 kHz. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

2.1.5 Schnurren (s. Abb. 26)

Dieser schon bei der Besprechung des zusammengesetzten Rolligkeitslautes erwähnte Laut — dort tritt er meist in abgewandelter Form auf — entspricht vom Höreindruck voll dem Schnurren der Hauskatze, Tembrock (1970) und Reschke (1960) erwähnen ihn ebenfalls. Insgesamt ist das Schnurren als Lautäußerung des Pumas wohl deshalb nicht häufig zu beobachten, weil es sehr leise und damit nur aus geringer Entfernung wahrnehmbar ist. Im Verlauf dieser Untersuchung hörte ich es mehrfach von Weibchen, die ihre Jungen säugten oder deren Fell beleckten, ebenso vereinzelt von adulten Tieren bei der gegenseitigen Fellpflege. Vornehmlich liegende Tiere äußern diesen Laut meist kontinuierlich in in- und exspirativer Atemphase, letztere ist vorherrschend; Pumas können auch im Stehen oder in der Bewegung schnurren. Das Maul bleibt dabei praktisch geschlossen, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung — über die normale Atmung hinaus — ist nicht sichtbar. Auslösende Reize für die Artikulation des Schnurrens sind schwerlich zu erkennen, wenn man nicht von einer „entspannten" sozialen Situation sprechen will, ebenso ist seine Funktion nicht ersichtlich.

Die Intensität des Schnurrens ist sehr gering, deutlich ist jedoch ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ausgebildet. Die Phasen geringer Amplitude dauern um 0,04 sec, die größerer um 0,03 sec. In den Phasen des Intensitätsabfalls ist jeweils basal noch ein weiterer, schwacher Lautstoß von 0,01—0,02 sec Dauer ausgebildet. Die Lautdauer ist sehr variabel, je nachdem, wie viele exspirative Anteile

durch lauthafte inspirative Phasen verbunden sind. Das Schnurren kann kürzer als 1 sec, aber ebenso auch mehrere Sekunden bis Minuten lang sein, jeweils abhängig davon, ob die Lauterzeugung kontinuierlich alternierend in in- und exspirativer Atemphase erfolgt.

Im Lautspektrogramm sind Frequenzanteile zwischen 0,2—5 kHz nachweisbar, die mit großer Amplitude befinden sich unterhalb 1 kHz, dort findet sich auch bei ungefähr 0,3 kHz das Intensitätsmaximum. Eine regelmäßige Lücke in der Frequenzzusammensetzung tritt zwischen 1,2—2,2 kHz auf, ihre zeitliche Veränderung im Lautverlauf ergibt sich aus dem rhythmischen Intensitätswechsel. In den Phasen geringerer Amplitude zwischen den kurzen Lautpulsen sind kaum Frequenzanteile ausgebildet. Die Frequenzverteilung im Schnurren ist rein spektral.

### 2.1.6 Gurren (s. Abb. 27, 28)

Das Gurren ist ein relativ leises Lautelement, das häufig in Lautfolgen aus Mauzern oder Vogelrufen vorkommt; es klingt kehlig rollend mit einem rhythmischen Intensitätswechsel zwischen sehr kurzen Phasen höherer und geringerer Amplitude. In der Literatur findet es sich bei Reschke (1960) und Tembrock (1970) erwähnt. In der Häufigkeit der Artikulation dieses Lautes bestehen große individuelle Unterschiede, am ehesten hört man ihn noch von Junge führenden Weibchen. Das Gurren wird während der Ausatmungsphase in beliebiger Körperhaltung erzeugt, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar, das Maul bleibt geschlossen oder ist nur leicht mit angehobener Oberlippe geöffnet.

Der Laut läßt sich ziemlich regelmäßig auslösen, wenn man Jungtiere von ihrer Mutter trennt, bisweilen äußern die Weibchen ihn auch spontan. Seine Funktion dürfte die eines Locklautes sein, dem daneben wohl auch eine gewisse Beschwichtigungsbedeutung zukommt.

Die Intensität des Gurrens ist gering, deutlich ist aber der rhythmische Intensitätswechsel im Lautverlauf ausgebildet. Die aufgezeichneten Laute setzen sich aus um die zehn intensiveren Lautpulsen von 0,01—0,02 sec Dauer zusammen, zwischen denen jeweils eine Phase eines deutlichen Amplitudenabfalls von 0,015—0,03 sec Länge ausgebildet ist.

Die im ausgewerteten Tonbandmaterial vorliegenden Gurrlaute sind zwischen 0,3—0,5 sec lang; in Lautfolgen — meist zusammen mit Mauzern und Vogelrufen — sind sie arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung zeigt im Lautspektrogramm ohne regelmäßig auftretende Lücken Anteile zwischen 0,2—4 kHz, sie ist im gesamten Lautverlauf ziemlich gleichbleibend. Alle am Aufbau beteiligten Frequenzen setzen am Beginn simultan ein und brechen am Lautende ebenso wieder ab. Entsprechend dem rhythmischen internen Intensitätswechsel sind in den Phasen geringerer Amplitude zwischen den Lautpulsen kaum Frequenzanteile ausgebildet. Die Frequenzen hoher relativer Intensität sind auf den Bereich unterhalb 3 kHz beschränkt, die mit der größten Amplitude finden sich unterhalb 1 kHz. In Gurrlauten, die an Vogelrufe gekoppelt sind, kann das Intensitätsmaximum auch bis hinauf zu 1,5 kHz liegen (s. Abb. 27). Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist rein spektral.

### 2.1.7 Wah-wah-Laut

Diese Lautform ist bisher für den Puma von keinem Autor beschrieben worden, ließ sich jedoch im Verlauf dieser Untersuchung bei verschiedenen Individuen wie-

derholt eindeutig feststellen. Sie kommt in entsprechender Ausprägung auch bei weiteren Feliden vor, so bei der asiatischen und afrikanischen Goldkatze *(Profelis temmincki, P. aurata)*, dem Jaguarundi *(Herpailurus yagouaroundi)* und dem Karakal *(Caracal caracal)* (TONKIN pers. Mitt.).

Der Laut wird kehlig erzeugt und ist von geringer Intensität; er erinnert vom Höreindruck an einen kurzen Hechelstoß, ist also rein geräuschhaft. Durch die Kopplung mehrerer Wah-wah-Laute aneinander und durch ihre Überlagerung mit anderen Lautformen erscheinen sie sehr variabel. Allgemein ist dieser Laut selten zu beobachten, einzelne Individuen äußern ihn jedoch recht häufig. Bei seiner Artikulation ist keine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur zu erkennen, und er wird in beliebiger Haltung erzeugt, das Maul ist dabei nur ganz leicht geöffnet, die Oberlippen sind etwas hochgezogen.

In den meisten beobachteten Fällen erschien der Wah-wah-Laut dadurch ausgelöst zu sein, daß Personen sehr nah an die Tiere herantraten oder auch zusätzlich dabei versuchten, einen Vogelruf oder den Wah-wah-Laut selbst zu imitieren. Eine Funktion dieser Lautäußerung läßt sich hieraus kaum sicher erschließen.

Bisher konnte der Wah-wah-Laut nicht in für die Auswertung auf dem Lautspektrographen ausreichender Qualität aufgezeichnet werden, so daß die Angabe der Strukturmerkmale nicht möglich ist.

### 2.1.8 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Einige allgemeine Bemerkungen zur spektrographischen Analyse dieser Lautelemente seien vorangeschickt. Weil Männchen und Weibchen während der Begattung meist gleichzeitig Laute äußern, ist es nicht möglich, diese im Lautspektrogramm bei sich überlagernder Frequenzzusammensetzung zu trennen. Die Charakterisierung dieser Lautformen und der spätere Vergleich zwischen den Arten muß also weitgehend nach dem Höreindruck erfolgen.

Während der Begattung geben Pumamännchen häufig keine Lautäußerungen ab, diese beginnen meist erst im Augenblick des Absprungs vom Weibchen oder direkt danach. Es sind dies abgehackt klingende Mauzlaute geringer bis mittlerer Intensität, die manchmal etwas gedehnt sein können. Daneben treten Laute wie Fauchen, Spucken u. ä. auf, die das Mauzen manchmal auch überlagern können.

Die Weibchen rufen während der Kopula fortgesetzt den zusammengesetzten Rolligkeitslaut mit zunehmender Lautstärke, der dann — wahrscheinlich im Augenblick der vollen Immissio Penis — in einen sehr lauten, kreischenden Mauzer übergeht. Dieser ist, nur durch sehr kurze Einatmungsphasen unterbrochen, lang gedehnt und schwankt in seinem Verlauf mehrfach in Tonhöhe und Lautstärke, meist klingt er in einigen kurzen, leisen Mauzern aus. Die Rufdauer ist unterschiedlich, sie beträgt zwischen 3—7 sec, 2—4 dieser Einzellaute sind nur durch kurze Phasen der Einatmung getrennt, so daß nahezu zusammenhängende Lautformen von über 10 sec Dauer entstehen können. Diese setzen sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,3—6 kHz zusammen, regelmäßige Lücken sind darin nicht vorhanden. Je nach der relativen Intensität und Tonhöhe ist der Frequenzbereich auch kleiner, besonders hinsichtlich der Anteile über 4 und unter 1,5 kHz. Die Frequenzen mit großer Amplitude finden sich zwischen 2—4 kHz, teilweise auch noch tiefer, das Intensitätsmaximum wird meist um 3 kHz erreicht. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf ergibt sich mit der wechselnden Tonhöhe und der schwankenden Intensität. Die Frequenzverteilung ändert sich mehrfach zwischen Bereichen

eher klangartigen und mehr spektralen Charakters. Die Formanten in den überwiegend klangartigen Teilen weisen eine im Rufverlauf vielfach wiederholte Bogenform mit geringem internen Tonhöhenwechsel auf, stellenweise sind zusätzlich schwache phasische Tonhöhenschwankungen überlagert. Der deutlich hörbare Tonhöhenunterschied im Rufverlauf kommt im wesentlichen dadurch zustande, daß die Lage der Frequenzbereiche mit der relativ höchsten Amplitude zwar gleichbleibt, die relative Intensität aller anderen Anteile im Rufverlauf jedoch mehrfach wechselt. Die Basalformante ist nur schwach in einigen Teilen des Rufes ausgebildet, der Formantquotient ergibt sich bei der Ausbildung von Nebenformanten mit 1:3/2:2: 5/2:3: . . .

### 2.2 Nebelparder *(Neofelis nebulosa)*

Beobachtungen mit genauen Beschreibungen des Lautgebungsverhaltens dieser Art liegen meines Wissens aus dem Freiland nicht vor, Angaben hierzu bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren finden sich bei mehreren Autoren (Denis 1964, Fellner 1968, Hemmer 1968, Reschke 1960, 1966, Tembrock 1970). Neben den Lautformen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens wie Fauchen, Grollen u. a., die in dieser Untersuchung nicht berücksichtigt sind, findet sich als wichtigste Lautäußerung eine Vielfalt von Mauzern beschrieben. Weiterhin besitzt der Nebelparder ein Prusten, das mehrfach angeführte Schnurren (Hemmer 1968, Reschke 1960) konnte im Verlauf dieser Untersuchung bisher nicht bestätigt werden.

#### 2.2.1 Mauzen (s. Abb. 29—35)

Die Mauzlaute der Nebelparder sind überwiegend kurze Laute unterschiedlicher Tonhöhe und Klanghaftigkeit und lassen meist einen Tonhöhenwechsel im Rufverlauf erkennen. Sie erinnern deutlich an den entsprechenden Laut der Hauskatze, sind allerdings tiefer in ihrem Klang. Die Lautgebungsaktivität der einzelnen Individuen ist recht unterschiedlich, Mauzlaute stellen aber die relativ häufigste Rufform dar. Die Tiere äußern sie vorwiegend spontan, bisweilen auch bei Annäherung ihnen vertrauter Personen, nach der Trennung und bei der Wiederbegegnung miteinander vertrauter Individuen, ziemlich regelmäßig hört man Mauzer auch von Junge führenden Weibchen. Die Tiere rufen in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder nur geringfügig sichtbar. Die Öffnung des Mauls dabei ist unterschiedlich, meist aber nur gering. Auslösende Reize für die Artikulation dieser Lautform waren in vielen Fällen nicht ersichtlich. Bisweilen ließen sie sich wiederholt dann beobachten, wenn man Einzeltiere aus einer Gruppe absetzte oder die Jungtiere von der Mutter trennte. Die Tiere antworteten sich jeweils gegenseitig auf ihre Mauzlaute. Die Funktion dieses Lautelements könnte darin liegen, den Zusammenhalt mehrerer Tiere im Nahbereich — wohl besonders Weibchen mit Jungtieren — zu gewährleisten.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf vorwiegend gleichmäßig, einige Formen haben allerdings auch einen kurzen, leisen Anlaut. Mauzer sind allgemein ziemlich kurz, zwischen 0,2—0,7 sec Dauer, längere, aus mehreren Einzellauten gekoppelte kommen aber auch vor; in Lautfolgen sind sie, auch gemeinsam mit anderen Lautformen, arhythmisch gereiht.

An der Zusammensetzung der Mauzer sind ohne regelmäßig auftretende Lücken Frequenzanteile zwischen 0,25—6 kHz beteiligt, der Grad der Ausbildung der hohen Anteile ist jedoch unterschiedlich je nach Klangfarbe der Rufe. Ebenso schwankt

damit die Lage der Frequenzen großer Amplitude im Bereich von 0,5—3 kHz, die höchste Intensität wird zwischen 1,1—2,4 kHz erreicht. In ihrem zeitlichen Ablauf ist die Frequenzzusammensetzung meist ziemlich gleichbleibend mit weitgehend gleichzeitigem Einsetzen aller Anteile im Rufbeginn, im Ende sind die tiefen Frequenzen manchmal gedehnt. In den Formen mit Anlaut ist dieser auf den basalen Frequenzbereich beschränkt. Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist überwiegend klangartig mit in einigen Rufen allerdings auch erheblichen Bereichen spektraler Überlagerung. Die Formantform ist ein kurzer Bogen, der im zweiten Rufteil manchmal fast geradlinig ausläuft; in einigen Lauten ist dieser Verlauf auch abgewandelt. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist gering und beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Anfang und/oder Ende des Lautes kaum mehr als ungefähr 5:4, durchweg wohl weniger.

Die Basalformante ist mit verhältnismäßig geringer Intensität und unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich zwischen 0,25—0,6 kHz ausgebildet. In den hellen Mauzformen sind unterhalb von 3 kHz meist 6 Formanten ausgebildet, in den dunklen können es wesentlich mehr sein. Bei ersteren ergibt sich der Formantquotient mit 1:2:3:4: . . . ; in den anderen treten auch Nebenformanten auf, dann lautet der Quotient 1:3/2:2:5/2:3: . . .

2.2.2 Hauptruf (s. Abb. 36—40, 43)

Diese Rufform wird von den anderen Autoren (Fellner 1968, Hemmer 1968, Reschke 1960) nicht gesondert behandelt. Sie ist von mittlerer Lautstärke und häufig leicht gedehnt, allgemein ist die Tonhöhe im Rufverlauf ziemlich gleichbleibend. Der Hauptruf läßt sich als längerer mauzartiger Ruf charakterisieren. Die Häufigkeit des Hauptrufes ist bei den einzelnen Individuen recht unterschiedlich, bisher wurde sie nur von männlichen Tieren aufgezeichnet, Weibchen gelangten allerdings auch kaum zur Beobachtung. Die Tiere äußern den Hauptruf in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den relativ intensivsten Formen angedeutet. Die Maulöffnung dabei ist unterschiedlich. Es war bisher nicht festzustellen, ob sie in den lautesten Rufen auch so groß sein kann, daß zumindest in der ersten Lauthälfte die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind. In der zweiten Lauthälfte ist das Maul wieder mehr geschlossen. Soweit nach den bisherigen Beobachtungen überhaupt eine Aussage möglich ist, sind Auslösung und Funktion der Hauptrufe nicht von denen der Mauzer klar abzugrenzen, bisweilen rufen die Tiere wohl auch spontan. Angesichts ihrer Intensität stellen die Hauptrufe sicher eher ein Kommunikationsmittel über relativ größere Distanz dar.

Ihre Lautstärke ist insgesamt nur als mittel einzustufen, der begrenzende Faktor dürfte hier die verhältnismäßig geringe Körpergröße der Nebelparder sein. Mit fließendem Übergang bilden Hauptrufe und die weniger lauten Mauzer ein Lautkontinuum. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Verlauf der Hauptrufe ist ziemlich homogen; bei mehreren aneinander gekoppelten Einzellauten schwankt die Lautstärke innerhalb des Rufes. Die Dauer dieser Lautform variiert zwischen 0,4 bis 2,0 sec, die Mehrzahl der bisher aufgezeichneten Rufe ist länger als 0,8 sec; gekoppelte Formen können bis zu 4,6 sec dauern. Meist sind Hauptrufe zusammen mit Mauzern zu Lautfolgen gereiht, darin sind die Abstände zwischen den einzelnen Rufen nicht regelmäßig. Der Frequenzbereich dieser Rufform kann Anteile zwi-

schen 0,2—7 kHz umfassen, in vielen Rufen sind aber kaum Frequenzen über 5 kHz vorhanden; Lücken treten allerdings in der Frequenzzusammensetzung nicht regelmäßig auf. Einige Varianz zeigt der Bereich der Frequenzen großer Amplitude, er enthält vorwiegend die Anteile unterhalb 3 kHz, in einigen Rufen jedoch auch höhere oder noch weitgehender auf den basalen Bereich beschränkt. Das Intensitätsmaximum im Frequenzaufbau ist in der Mehrzahl der Rufe zwischen 1,0—1,2 kHz erreicht, vereinzelt aber auch unterhalb 1 kHz oder bis hinauf zu 1,5 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums zeigt keine Regelmäßigkeit hinsichtlich der relativen zeitlichen Ausbildung im Rufverlauf. Bei leichtem Übergewicht hoher Anteile in der ersten Lauthälfte ist die Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe ansonsten in ihrem zeitlichen Ablauf ziemlich gleichbleibend. Im Beginn setzen die meisten Anteile fast simultan ein, am Ende sind die basalen häufig etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist vorwiegend klangartig, einige Rufe weisen aber auch einen erheblichen Anteil spektraler Überlagerung auf. Der Formantverlauf zeigt bei einiger Variabilität als Grundform einen Bogen im ersten Rufteil, der in der zweiten Lauthälfte in einem nahezu geradlinigen Schenkel ausläuft. Die relative Ausdehnung dieser beiden Komponenten des Aufbaus innerhalb einer Formante in bezug auf ihre Gesamtlänge ist unterschiedlich, ebenso die relative Überhöhung des Anfangsbogens. Der im Verlauf einer Formante überwundene Tonhöhenwechsel ist variabel und beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten am Anfang des Lautes — seltener auch noch am Ende — maximal 3:2, in den meisten Rufen weniger. Die Basalformante findet sich mit unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung und Intensität im Bereich zwischen 0,2 bis 0,5 kHz. Je nach der Lage der Basalformante und ihrem internen Tonhöhenwechsel sind im Bereich unterhalb 3 kHz 6—12 Formanten vorhanden, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5 . . . Die Formanten mit den Frequenzanteilen großer Amplitude sind im Rufverlauf durchgehend dieselben.

2.2.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 41, 42)

Diese Rufform wurde bisher nur wenige Male beobachtet und findet sich in der Literatur nicht erwähnt. Sie ist ein mauzartiger Ruf mittlerer Lautstärke, der durch den deutlichen Abfall in der Tonhöhe von einem helleren Anfangsteil zu einem mehr geräuschhaften, tieferklingenden zweiten Teil gekennzeichnet ist. Angesichts des geringen vorliegenden Materials sind keine Aussagen zu Auslösung und Funktion des Hauptrufes mit Nachstoßelement möglich, sie dürften jedoch denen des Hauptrufes entsprechen; insgesamt tritt er anscheinend selten auf. Die Tiere rufen ihn in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur wenig sichtbar, das Maul ist in der ersten Lauthälfte mittelweit geöffnet, in der zweiten wieder mehr geschlossen.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist entsprechend der Körpergröße des Nebelparders von nur mittlerer Lautstärke. Die Intensität ist im Rufverlauf ziemlich gleichbleibend, der bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät gut hörbare rhythmische Intensitätswechsel im zweiten tieferklingenden Rufteil, dem Nachstoßelement, ist im Lautspektrogramm strukturell nicht nachweisbar. Wahrscheinlich ist der Intensitätsunterschied zwischen den alternierenden Phasen höherer und geringerer Amplitude so gering, daß der VOICEPRINT dieses Merkmal nicht erfassen kann. Die Dauer dieser Rufform schwankt zwischen ca. 1,0—2,4 sec, es können auch mehrere Einzelrufe gekoppelt sein, ebenso ist die Verbindung mit

einem Hauptruf möglich (s. Abb. 41). In Lautfolgen sind Hauptrufe mit Nachstoßelement — meist gemeinsam mit Mauzern und Hauptrufen — arhythmisch gereiht.

Die Frequenzzusammensetzung dieser Rufform kann Anteile zwischen 0,2 bis 7 kHz umfassen, im wesentlichen aber nur bis 5 kHz. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich unterhalb 4 kHz, vorherrschend ist der basale Bereich. Das Intensitätsmaximum erreichen Anteile zwischen 1,0—1,4 kHz; Lücken finden sich in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform nicht. Die Änderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf zeigt ein Vorherrschen hoher Frequenzanteile über 5 kHz im Nachstoßelement, im Beginn des Lautes erfolgt das Einsetzen der intensiveren Frequenzanteile weitgehend simultan. Deutlich gegliedert ist die Frequenzverteilung in den mehr klangartigen Anfangsteil und die überwiegend spektrale zweite Lauthälfte, das Nachstoßelement. Der Formantverlauf läßt im klangartigen helleren Beginn eine Bogenform erkennen, im Nachstoßelement ist der nahezu geradlinige Auslauf einiger basaler Formanten breit spektral verwischt. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist zwischen den relativ höchsten Frequenzen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten vorwiegend im Rufbeginn nicht größer als 3:2, meist geringer. Der im Höreindruck deutliche Tonhöhenunterschied von der ersten zur zweiten Rufhälfte entsteht dadurch, daß im Beginn Frequenzen über 1 kHz eine hohe Amplitude erreichen, während im Nachstoßelement trotz seiner allgemein an hohen Frequenzen reicheren Zusammensetzung die Anteile unter 1 kHz von großer Intensität sind. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Zusammensetzung zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet, sie ist in der ersten Rufhälfte von relativ geringer Intensität, in der zweiten weitgehend von spektral verteilten Frequenzen hoher Amplitude überlagert. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . ; im Bereich unterhalb 3 kHz sind in den vorliegenden Rufen 8—10 Formanten vorhanden.

2.2.4 Prusten (s. Abb. 43—45)

Das Prusten ist ein Laut geringer Intensität, der aus mehreren zusammenhängenden, deutlich erkennbaren Einzellautstößen zusammengesetzt ist und dumpf schnaubend klingt, bei einigen Individuen allerdings auch einen ziemlich kehligen Charakter hat. Allgemein ist dieses Lautelement nicht häufig zu beobachten. Eine Ausnahme hierin bilden von Menschen aufgezogene Tiere, die es regelmäßig gegenüber vertrauten Personen — oft aber auch gegen andere Menschen — äußern, sowie Junge führende Weibchen; dann tritt es meist in Lautfolgen gemeinsam mit Mauzern auf, bisweilen auch direkt an diese gekoppelt. Die Tiere erzeugen das Prusten in beliebiger Körperhaltung, meist ist eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei nur schwach angedeutet, manchmal allerdings auch deutlich zu sehen im Zusammenziehen der Bauchmuskulatur. Die Oberlippen heben sich leicht an und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, die Nasenöffnungen erweitern sich ein wenig. Bisweilen heben die Tiere bei der Lautäußerung den Kopf leicht an. Das Prusten ist wahrscheinlich zu einem erheblichen Anteil kehlig erzeugt, in welchem Maße ein nasaler Luftstrom an der Ausformung des Lautes beteiligt ist, ist nach den bisherigen Beobachtungen nicht genau zu bestimmen. Er läßt sich bei mit dem Menschen vertrauten Individuen ziemlich sicher durch eine Imitation des Lautes auslösen, oft genügt schon die bloße Annäherung. Ansonsten äußern auch Nebelparder das Prusten untereinander bei gegenseitiger Annäherung oder in Folgen aus Mauzen und Hauptrufen nach der Trennung von einem vertrauten Partner und bei der

Wiederbegegnung mit diesem. Im gleichen Zusammenhang tritt das Prusten bei Weibchen mit Jungtieren auf, sie artikulieren es dann auch relativ häufig spontan. Nach den bisherigen Beobachtungen kommt dem Prusten die Funktion eines Beschwichtigungs- und Locklautes zu.

Seine Intensität ist gering, signifikant ist hingegen der interne rhythmische Intensitätswechsel. Die Anzahl der zusammenhängenden Einzellautstöße beträgt 7—10, an Mauzer gekoppelt meist weniger; die ersten und letzten sind durchweg von relativ etwas geringerer Amplitude. Die intensivsten Einzellautstöße befinden sich in der zweiten Lauthälfte. Sie dauern 0,02—0,04 sec, die dazwischenliegenden Phasen des Intensitätsabfalls sind 0,02—0,03 sec lang, können zum Lautende hin auch bis zu 0,05 sec betragen. Die einzelnen Lautstöße weisen eine weitere Gliederung in einen intensiveren basalen Impuls und einen etwas dagegen versetzten auf, der breiter spektral verwischt und von höherer Frequenzzusammensetzung ist; beide zusammen bilden einen Einzellautstoß. Die Länge der aufgezeichneten Prustlaute schwankt zwischen 0,5—0,7 sec, an Mauzer gekoppelt sind sie manchmal auch noch kürzer. In Lautfolgen sind sie — auch gemeinsam mit anderen Lautelementen — arhythmisch gereiht. Das Prusten setzt sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,1 bis über 7 kHz zusammen, die großer Amplitude finden sich unterhalb 3 kHz mit einem Übergewicht der Anteile unter 1 kHz, das Intensitätsmaximum liegt tiefer als 0,5 kHz. Ziemlich regelmäßig fehlen Frequenzanteile um 1,5 kHz oder fallen zumindest in ihrer Intensität stark ab. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Verlauf des Prustens ergibt sich aus dem internen Intensitätswechsel; in den Phasen geringer Amplitude sind im Lautspektrogramm nur Anteile aus dem Bereich unter 1 kHz nachweisbar, während die intensiven Lautstöße Anteile bis über 7 kHz enthalten können. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein geräuschhaft spektral.

#### 2.2.5 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Hierzu liegen keinerlei Beobachtungen vor, Paarungen bei dieser Art sind wahrscheinlich ähnlich selten wie die erfolgreiche Zucht. Diese gelang in den letzten Jahren wiederholt nur mit einem Pärchen in Howletts Park, Bekesbourne, Großbritannien. Erkundigungen dort ergaben, daß niemand in der Lage gewesen war, das Paarungsverhalten der unter den dortigen Haltungsbedingungen vorwiegend nachtaktiven Tiere zu beobachten.

### 2.3 Schneeleopard, Irbis *(Uncia uncia)*

Alle Angaben zum Lautgebungsverhalten dieser Art beziehen sich auf in Gefangenschaft gehaltene Tiere (Hemmer 1966, 1968, Reschke 1960, 1966, Tembrock 1970); außer einigen wenigen, meist zufälligen Beobachtungen ist über die Lebensweise des Irbis in seinem natürlichen Vorkommen kaum etwas bekannt. Die vollständigste Übersicht zum Lautrepertoire dieser Art gibt Hemmer (1968). Er führt als wesentliche Elemente eine große Vielfalt von Mauzlauten, das Prusten, den Partnerruf und das ex- und inspirativ erzeugte Schnurren an; weitere wie das Fauchen und andere Lautformen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens sind in dieser vorliegenden Untersuchung nicht erfaßt. Außer dem Schnurren ließen sich alle anderen erwähnten Lautäußerungen durch eigene Beobachtungen bestätigen.

Allgemein sind Irbisse wenig ruffreudig, die Weibchen rufen jedoch während der Hitzeperiode, wenn kein Männchen anwesend ist, recht häufig und ausdauernd. Der

Schneeleopard ist die einzige Art im Rahmen dieser Untersuchung, die in Anpassung an die extremen klimatischen Bedingungen ihres Lebensraumes nur eine jährliche Hitzeperiode — ungefähr Januar bis Anfang März — hat. In Zoos kommen allerdings auch vereinzelt erfolgreiche Deckakte bis in den Juni vor.

### 2.3.1 Mauzen (s. Abb. 46—48)

Mauzer sind meist kurze Laute sehr unterschiedlicher Tonhöhe und Klangfarbe und durchweg von geringer Intensität. Vom allgemeinen Höreindruck ähneln sie Mauzlauten der Hauskatze, sind nur meist erheblich tiefer in ihrem Klang. Sie treten vorwiegend mit einer anderen intensiveren Rufform gemeinsam in arhythmischen Ruffolgen auf, allgemein sind sie jedoch nicht häufig; besonders Junge führende Weibchen äußern sie bisweilen spontan. Die Tiere mauzen in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder kaum sichtbar, das Maul ist dabei meist nur wenig geöffnet. Auslösung und Funktion der Mauzlaute sind aus den vorliegenden Beobachtungen nur zu vermuten. Das Mauzen dürfte im Dienste des Zusammenhalts einer Gruppe von Tieren — hier wohl besonders von Muttertier und Jungen — im Nahbereich stehen.

Seine Intensität ist gering bis mittel, die Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist ziemlich gleichmäßig, einige Laute weisen allerdings auch deutliche interne Amplitudenschwankungen auf. Sie sind zwischen 0,4—1,2 sec lang, aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen im vorliegenden Tonbandmaterial dauern bis zu 1,5 sec. In den Lautfolgen, in denen Mauzer, häufig gemeinsam mit anderen Lautformen, auftreten, bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich der Mauzer kann ohne regelmäßig auftretende Lücken Anteile zwischen 0,2—7 kHz umfassen, geht meist jedoch über 5 kHz nicht hinaus. Je nach der Klangfarbe des Lautes wechselt auch der Bereich der Anteile großer Amplitude, in tiefklingenden Formen ist er im wesentlichen auf Frequenzen unterhalb 1,5 kHz beschränkt, in hellen reicht er hinauf bis zu über 3 kHz. Das Intensitätsmaximum liegt aber ziemlich einheitlich in allen Mauzern zwischen 0,6—1,0 kHz.

Die Mehrzahl der aufgezeichneten Mauzer ist von in ihrem Verlauf ziemlich gleichbleibender Frequenzzusammensetzung, die Hauptfrequenzanteile setzen im Beginn nahezu simultan ein und brechen am Lautende entsprechend wieder ab, manchmal sind die basalen Anteile hier allerdings auch etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist vorherrschend klangartig, weist aber oft auch Bereiche spektraler Überlagerung auf. Die Formanten verlaufen in einem gering überhöhten Bogen, dessen abfallender Schenkel in der zweiten Rufhälfte etwas gedehnt sein kann. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes kaum mehr als 4:3, häufig weniger. Die Basalformante ist mit geringer bis mittlerer relativer Intensität zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet. Unterhalb 1 kHz finden sich 4—5 Formanten unterschiedlicher Amplitude, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4:5.

### 2.3.2 Hauptruf (s. Abb. 49—63)

Die Hauptrufe sind laute mauzartige Rufe mit einem meist deutlichen Wechsel in der Tonhöhe zwischen einem hellen Anfangsteil und dem tieferen Rufende, insgesamt sind sie in ihrer Tonhöhe und Klanghaftigkeit jedoch sehr variabel, Hemmer (1968) bespricht sie als Partnerruf. Diese Rufform tritt vornehmlich während der

Hitzeperiode der Weibchen im Winter auf, dann ist sie von allein gehaltenen Tieren auch häufig zu hören. Irbisse antworten sich manchmal gegenseitig auf ihre Rufe, die einzelnen Tiere zeigen aber eine sehr unterschiedliche Ruffreudigkeit. Selten rufen beide Geschlechter auch spontan, am ehesten Junge führende Weibchen. Die Tiere äußern diese Rufform in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in intensiven Formen sichtbar, je nach Tonhöhe und Intensität ist die Maulöffnung unterschiedlich. Sie ist im helleren ersten Rufteil weiter als in der tiefen zweiten Lauthälfte. Die weitgehende Beschränkung der Rufaktivität in beiden Geschlechtern auf die Rolligkeitsperiode der Weibchen gibt einen deutlichen Hinweis auf Auslösung und Funktion dieser Rufform. Bei den weiblichen Tieren dürfte der physiologische Status des Östrus im wesentlichen die Lautgebung auslösen, während die Männchen neben einer gewissen spontanen Rufaktivität in dieser Zeit dann wohl hauptsächlich auf die Rufe der Weibchen antworten. Letzteres ließ sich wiederholt durch Abspielen von Tonbandaufnahmen und folgende Reaktion bestätigen; so kommt es dann wahrscheinlich zu einem gegenseitigen Antworten beider Tiere. Eine Funktion des Hauptrufes ist also darin zu sehen, daß während der Paarungszeit das Zusammenfinden der Geschlechtspartner ermöglicht wird.

Die Intensität dieser Rufform ist groß, weniger lautstarke Formen leiten fließend zu den Mauzern über, mit denen die Hauptrufe ein Lautkontinuum bilden. Die Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist durchweg gleichmäßig, aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen weisen interne Lautstärkenschwankungen auf. Daneben kommen Rufe vor, die nach leisem Beginn erheblich in der Intensität ansteigen, ebenso auch umgekehrt. Wegen unterschiedlich langer Dehnung des ersten hellen und/oder des folgenden tieferen Rufabschnittes und der Möglichkeit, mehrere Einzellaute zu koppeln, zeigt die Dauer der Hauptrufe eine große Variationsbreite zwischen 0,5—5 sec, die Mehrzahl der Rufe ist länger als 1 sec. Sie treten vorwiegend in Lautfolgen auf — häufig zusammen mit Mauzern —, die Reihung der Einzelrufe darin ist arhythmisch. Mit der wechselnden Tonhöhe der Hauptrufe schwankt auch ihre Frequenzzusammensetzung erheblich, grundsätzlich können Anteile zwischen 0,2—7 kHz am Aufbau beteiligt sein, besonders unterschiedlich ist jedoch der Grad der Ausbildung der Frequenzen über 4 kHz. Die Mehrzahl der Rufe hat Anteile großer Amplitude bis zu 3 kHz, helle im Beginn teilweise auch bis zu 4,5 kHz. Die größte Intensität erreichen Frequenzen zwischen 0,6—0,85 kHz im Anschluß an den ersten hochfrequenten Rufteil, seltener findet sich auch hier das Intensitätsmaximum bis hinauf zu 2 kHz. Signifikant ist in vielen Hauptrufen die relativ geringe Amplitude der Frequenzanteile unter 1 kHz im Verlauf von 0,1 bis 0,2 sec nach Rufbeginn, ansonsten treten im Frequenzaufbau dieser Rufform keine regelmäßigen Lücken auf. In der Mehrzahl der Rufe ist die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf einheitlich gestaltet; der erste Rufteil besteht überwiegend aus intensiveren hohen Frequenzanteilen, die im Beginn des Lautes fast simultan einsetzen, während die zweite Rufhälfte durch das Vorherrschen tiefer Frequenzen unter 1,5 kHz gekennzeichnet ist, auch hier sind jedoch hohe Anteile geringer Amplitude vorhanden. Im Rufende ist der basale Bereich meist gedehnt. In einigen Rufen ist der Aufbau umgekehrt mit tiefem Anfangsteil und hellerem Ende, entsprechend ändern sich alle Merkmale des Frequenzaufbaus (s. Abb. 61). Die Frequenzverteilung ist sehr unterschiedlich, neben der häufigeren überwiegend bis rein klangartigen Zusammensetzung (s. Abb. 49) kommen auch

Rufe nahezu voll spektralen Aufbaus (s. Abb. 51) vor, allgemein ist die erste an hohen Frequenzanteilen reichere Rufhälfte eher spektral. Der Formantverlauf zeigt einen unterschiedlich überhöhten Bogen im Anfangsteil des Lautes, der zum Ende des Rufes in einem fast geradlinigen Schenkel ausläuft, die relative Ausdehnung der beiden Komponenten zur Gesamtlänge der Formante ist verschieden. Manchmal weisen die Formanten leichte Schwingungen durch rhythmische Tonhöhenschwankungen im Rufverlauf auf. In den aus mehreren Einzelrufen gekoppelten Formen ist der Formantaufbau mehrfach wiederholt (s. Abb. 52). Der innerhalb einer Formante überwundene Tonhöhenunterschied ist deutlich, in den einzelnen Rufen aber ungleich groß. Er beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten am Ende des Lautes maximal 2:1, zwischen Rufbeginn und -ende ungefähr 7:4, in den meisten Rufen jedoch in beiden Fällen weniger. Der Höreindruck eines signifikanten Tonhöhenwechsels im Rufverlauf ist dadurch verstärkt, daß die intensiven Formanten im ersten Rufteil zwischen 1 und 3 kHz, im zweiten aber im wesentlichen unter 1 kHz ausgebildet sind. Zwischen einzelnen Formanten findet also eine Intensitätsverlagerung statt. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich von 0,2—0,6 kHz zu finden, im ersten Rufteil hat sie geringe, im zweiten große Intensität. Im Bereich unter 3 kHz sind 6—8 Formanten vorhanden, der Formantquotient ergibt sich dann mit 1:2:3:4: . . . In einigen Rufen sind partiell oder durchgehend zwischen den Hauptformanten jeweils Nebenformanten geringerer Amplitude ausgebildet, damit beträgt der Formantquotient 1:3/2:2:5/2:3:7/2:4: . . .

### 2.3.3 Prusten (s. Abb. 65, 66)

Das Prusten ist ein geräuschhaftes Lautelement geringer Intensität mit dumpf schnaubendem Charakter, der Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen ist deutlich zu hören. Insgesamt ist diese Lautäußerung nicht häufig, einige Individuen, die mit dem Menschen vertraut sind, äußern sie jedoch oft. Regelmäßig ist sie auch bei Junge führenden Weibchen zu beobachten; bisweilen tritt sie spontan in Lautfolgen aus Mauzern und Hauptrufen auf. Die Tiere artikulieren das Prusten in jeder beliebigen Körperhaltung. Bei der Lauterzeugung sind die Oberlippen geringfügig angehoben und weichen etwas unterhalb des Rhinariums auseinander, so daß auch die Nasenlöcher sich wenig erweitern, meist wird der Kopf beim Prusten leicht angehoben. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den relativ intensiveren Formen deutlich, die Bauchmuskulatur zieht sich mit jedem Einzellautstoß im Prusten kurz zusammen. Die Lauterzeugung erfolgt wahrscheinlich mit kehligen und nasalen Anteilen. Ziemlich sicher löst das Prusten eines Irbis die gleiche Lautäußerung bei weiteren Artgenossen als Antwort aus, manche Tiere reagieren entsprechend auch auf eine Imitation des Lautes durch den Beobachter. Ebenso prusten sie bei gegenseitiger Annäherung, auch beim Kontakt mit vertrauten Personen. Führende Weibchen prusten recht häufig spontan, aber auch regelmäßig in bestimmten Zusammenhängen, die einen Hinweis auf seine Auslösung geben können. So prusten die Weibchen besonders dann, wenn sie sich ihren Jungen nähern oder sich kleine Jungtiere weit von der Mutter, z. B. in Richtung auf den Beobachter, entfernen. Mehrfach ließen sich längere Lautfolgen aus Prusten dadurch auslösen, daß Jungtiere von der Mutter abgesperrt wurden und dann riefen. Seine Funktion dürfte die eines Lock- und Beschwichtigungslautes sein, letzteres wohl sowohl in der Form, daß bei Annäherung an ein anderes Tier dessen

mögliche Aggressionsbereitschaft beschwichtigt wird, als auch als Signal der friedlichen Absichten des sich Nähernden.

Die Lautstärke des Prustens ist gering, die interne Intensitätsänderung im Lautverlauf ist deutlich im rhythmischen Wechsel zwischen Phasen geringer und höherer Amplitude. Im vorliegenden Tonbandmaterial setzt sich das Prusten aus 5—7 intensiven Einzellautstößen zusammen, die von den einleitenden mit einer Dauer um 0,03 sec bis zu den letzten mit bis zu 0,07 sec fortschreitend länger werden. Die Zwischenphasen des signifikanten Intensitätsabfalls sind im Lautverlauf ziemlich gleichbleibend zwischen 0,04—0,05 sec. Im basalen Frequenzbereich unter 1 kHz sind in diesen Phasen geringerer Amplitude jeweils noch ein oder zwei kurze, intensive Lautimpulse ausgebildet, die gegen diejenigen im oberen Frequenzbereich, die zudem auch breiter spektral verwischt sind, zeitlich etwas versetzt sind. Beide bzw. die drei sind als zusammengehöriger Lautstoß aufzufassen. Die Dauer des Prustens beträgt zwischen 0,5—0,7 sec, in Lautfolgen ist es arhythmisch gereiht; diese sind meist heterotyp zusammen mit Mauzern und Hauptrufen gebildet. Als geräuschhaftes Lautelement umfaßt das Prusten Frequenzanteile zwischen 0,2 — über 7 kHz; dabei treten keine regelmäßigen Lücken auf, um 1 kHz ist jedoch stets ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen vorhanden. Die geringe Intensität des Prustens führt überdies dazu, daß besonders hohe Frequenzanteile im Lautspektrogramm teilweise nicht nachweisbar sind. Größere Amplitude können Anteile bis über 5 kHz besitzen, die höchste Intensität erreichen Frequenzen unterhalb 0,5 kHz, meist bei 0,3 kHz. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit ergibt sich im Prusten aus seinem Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstoßen. In den Zwischenphasen geringerer Amplitude sind nur Anteile unterhalb 1 kHz vorhanden. Die Frequenzverteilung in diesem Lautelement des Irbis ist rein geräuschhaft spektral.

### 2.3.4 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Im Verlauf dieser Untersuchung war es nicht möglich, Paarungen von Schneeleoparden zu beobachten. Erkundigungen im Zoo Arnhem, Niederlande, (Wensing, schriftl. Mitt.) und im Zoologischen Garten Helsinki, Finnland, (Stüwe, mündl. Mitt.) ergaben jedoch übereinstimmend, daß die männlichen Tiere wahrscheinlich vom Zeitpunkt der vollen Immissio Penis bis zum Abspringen vom Weibchen einen langgezogenen, mauzartigen Schrei äußern. Dies ist auch durch Angaben in der Literatur bei Frueh (1968) und Marma and Yunchis (1968) belegt.

Zu den Lautäußerungen der weiblichen Tiere während der Kopula konnte niemand der Befragten Auskünfte geben.

## 2.4 Tiger *(Panthera tigris)*

Neben den zahlreichen, überwiegend ungenauen Beschreibungen von Lautäußerungen dieser Art in der reichhaltigen Jagdliteratur (z. B. Corbett 1949) liegen einige Untersuchungen vor, die sich eingehender mit den Lautformen des Tigers befassen (Hemmer 1966, Leyhausen 1950, 1956, Reschke 1960, 1966, Schaller 1967); nur die letztgenannte fußt auf Beobachtungen im Freiland.

Allgemein sind Tiger wenig ruffreudig. Alle Autoren beschreiben als vorherrschende Rufe eine große Vielfalt leiser bis halblauter Mauzer sowie das lautstarke Brüllen und das leise, geräuschhaft schnaubende Prusten. Eine Lautäußerung, die viele Vermutungen und Diskussionen ausgelöst hat, ist das „pooking“ oder

„sambar-call" des Tigers (Schaller 1967). Sie wurde im Verlauf dieser Untersuchung nicht beobachtet und ist deshalb im folgenden auch nicht weiter erwähnt.

Ziemlich regelmäßig sind Stimmäußerungen von Junge führenden Tigerinnen zu hören, ebenso ist die Paarung in beiden Geschlechtern von spezifischen Lautformen begleitet. Rollige Weibchen rufen häufiger, wenn sie während der Hitze nicht mit einem Kater zusammen sind.

2.4.1 Mauzen (s. Abb. 67—69)

Männchen und Weibchen äußern ein breites Spektrum leiser bis halblauter Mauzer sehr unterschiedlicher Klanghaftigkeit und Tonhöhe. Die Mehrzahl ist tiefklingend mit nur geringem internen Tonhöhenwechsel, läßt aber die Ähnlichkeit mit entsprechenden Lauten der Hauskatze meist noch gut erkennen. Insgesamt stellen Mauzer die häufigste Rufform der Tiger dar, sie artikulieren sie durchweg spontan, mit großer Regelmäßigkeit Junge führende Weibchen. Die Tiere erzeugen diese Lautäußerung in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar. Die Maulöffnung während der Artikulation ist variabel, vielfach bleibt das Maul bei leisen, tiefklingenden Mauzern weitgehend geschlossen; ansteigende Tonhöhe, Klanghaftigkeit und Intensität sind durchweg mit zunehmender Öffnung des Maules verbunden. Die Auslösung von Mauzern ist nur in ganz wenigen Fällen ersichtlich, so wenn Tiere einer Gruppe voneinander getrennt werden und nach längerer Zeit wieder zusammenkommen; dann sind Mauzer regelmäßig gemeinsam mit intensiveren Rufformen zu hören. Gleiches gilt für weibliche Tiere, die von ihren Jungen abgesetzt werden. Aus diesen Zusammenhängen darf man annehmen, daß Mauzlaute den Kontakt zwischen Tieren einer Gruppe im Nahbereich aufrechterhalten helfen. Zum anderen stellen sie sicherlich auch eine spontane Lautäußerung ohne Funktionsbezug dar.

Sie sind von geringer bis mittlerer Intensität. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist in den einfachen Lauten meist ziemlich gleichmäßig, aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen schwellen mehrfach in ihrer Lautstärke an und ab. Entsprechend variabel ist die Ruflänge zwischen 0,6—4,5 sec, die Einzellaute sind jedoch kaum länger als 2,0 sec. In Lautfolgen sind Mauzer meist zusammen mit anderen Lautelementen gereiht, die Abstände zwischen den Einzelrufen darin sind unregelmäßig. Die Auswertung der Strukturparameter der Frequenzzusammensetzung der Mauzer könnte in den höheren Anteilen etwas durch ihre relativ geringe Intensität beeinträchtigt sein. Im Lautspektrogramm lassen sich ohne regelmäßig auftretende Lücken Frequenzen zwischen 0,15—4 kHz nachweisen; große Amplitude erreichen alle Anteile unterhalb von 1 kHz, viele Rufe sind sogar weitgehend auf diesen Bereich beschränkt. Meist sind im ersten Rufteil eher höhere Frequenzen als in der zweiten Lauthälfte ausgebildet. Das Intensitätsmaximum schwankt in seiner Lage von 0,3—0,7 kHz und findet sich an unterschiedlicher Stelle im zeitlichen Rufverlauf. Die Frequenzzusammensetzung ist ziemlich gleichbleibend über den gesamten Laut, das Einsetzen der Anteile im Beginn ist variabel, am Lautende sind meist die basalsten gedehnt.

Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist überwiegend klangartig, manche haben jedoch auch erhebliche Bereiche mit spektraler Überlagerung. Die Formanten haben die Form eines langgezogenen, flachen Bogens; entsprechend gering ist ihr interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf, er ist im Lautspektrogramm nicht meßbar. Der bisweilen hörbare Tonhöhenunterschied zwischen etwas hellerklingender erster

Rufhälfte und tieferem zweiten Teil entsteht dadurch, daß anfangs die Anteile relativ höherer, in der zweiten Lauthälfte jedoch die der basalsten Formanten die größte Amplitude erreichen. Im Rufverlauf findet also eine Intensitätsverlagerung zwischen den Formanten statt. Die Basalformante ist — in der Abbildung nicht sichtbar — zwischen 0,15 — 0,2 kHz ausgebildet und in der ersten Rufhälfte nur von relativ geringer bis mittlerer Amplitude, gegen Lautende aber von hoher. Unterhalb von 1 kHz sind 5—6 Formanten vorwiegend relativ hoher Intensität vorhanden, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4: . . .

2.4.2 Hauptruf (s. Abb. 70—73)

Diese Rufform stellt einen zu großer Lautstärke gesteigerten Mauzer dar; sie kann manchmal angesichts der Körpergröße der Tiger auch recht hell klingen. Ein interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf ist meist nur schwach ausgeprägt. Hauptrufe sind vorwiegend klangartig und können sehr unterschiedlich lang gedehnt sein mit deutlichen internen Intensitätsschwankungen. Allgemein sind lautstarke Stimmäußerungen des Tigers recht selten zu hören, wie SCHALLER (1967) auch bei seinen Freilanduntersuchungen in Indien feststellte. Der Hauptruf tritt vornehmlich zusammen mit Mauzern und einer weiteren, intensiven Rufform in Lautfolgen auf. Neben der geringen spontanen Rufaktivität in beiden Geschlechtern ist der Hauptruf bisweilen von Junge führenden Weibchen oder Weibchen in Hitze zu hören, wenn kein Kater anwesend ist.

Tiger äußern diese intensive Rufform vorwiegend im Gehen ohne eine deutlich sichtbare Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung, selten rufen sie auch im Stehen oder Liegen.

Die Maulöffnung beim Rufen ist recht unterschiedlich, allgemein ist das Maul jedoch in der ersten Rufhälfte weiter geöffnet als in der zweiten; in hellen, intensiven Hauptrufen sind im Anfangsteil des Rufes die Oberlippen so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in voller Länge entblößt sind. Häufig lassen sich auslösende Reize für die Rufartikulation aus den Beobachtungen nicht erschließen, in einigen Situationen tritt der Hauptruf — zusammen mit anderen Rufformen — jedoch ziemlich regelmäßig auf. So rufen Weibchen, wenn ihre Jungtiere abgesperrt werden, ebenso, wenn sie während der Rolligkeit nicht mit einem Männchen zusammen sind (KLEIMAN 1974, ULMER 1966). Werden einzelne Tiere aus einer Gruppe herausgenommen und alleine gehalten oder die Partner eines vertrauten Paares getrennt, so beginnen die abgesetzten Tiere häufig zu rufen. Dabei kommt es allerdings selten vor, daß andere Tiger die Rufe des Artgenossen beantworten; gleiches fand auch SCHALLER (1967) in seinen Freilanduntersuchungen. Die Funktion des Hauptrufes ist danach wohl darin zu sehen, daß mit seiner Hilfe der Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren über größere Distanz aufrechterhalten werden kann und das gegenseitige Auffinden zweier oder mehrerer Tiger ermöglicht wird; ebenso kann sicherlich auch nach der Lokalisation eines rufenden Tieres die Begegnung mit diesem vermieden werden. Insgesamt ist im Hauptruf mit seiner großen Lautstärke ein „long-distance communicatory signal" (SCHALLER 1967) zu sehen.

Die Intensität der Hauptrufe ist groß, mit abfallender Lautstärke gehen sie fließend in Mauzer über, beide Rufformen gehören einem Lautkontinuum an. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist überwiegend homogen, bisweilen ist jedoch der Beginn des Lautes für 0,1—0,3 sec von geringerer Lautstärke als der folgende Teil. Die aus mehreren Einzellauten gekoppelten Formen weisen meist deutliche

interne Intensitätsschwankungen auf. Wegen der Möglichkeit, mehrere Hauptrufe zusammenhängend zu artikulieren, variiert die Rufdauer erheblich. Die Einzellaute sind zwischen 0,7—2,3 sec, die Mehrzahl ist länger als 1,6 sec. Der längste aufgezeichnete gekoppelte Hauptruf dauert 4,9 sec und besteht aus drei Einzellautelementen, die in den zusammenhängenden Lauten im Vergleich zu den einfachen Hauptrufen durchweg kürzer sind. In homotypen Lautfolgen aus Hauptrufen und in den heterotypen gemeinsam mit anderen Rufformen sind die Einzelrufe arhythmisch gereiht, ebenso zeigt die relative Intensität der Rufe im Verlauf der Lautfolgen kein regelmäßiges Bild. Der Frequenzbereich der Hauptrufe kann ohne einheitliche Lücken Anteile zwischen 0,1 — 6 kHz umfassen, oberhalb von 1,5 kHz sind die Frequenzen jedoch nur verstreut und von geringer Intensität, wenige Rufe haben Bestandteile größerer Amplitude auch hinauf bis zu 3 kHz. Im ersten Rufteil sind meist etwas mehr hohe Anteile als im zweiten ausgebildet. Die vorliegenden gekoppelten Hauptrufformen sind in ihrer Zusammensetzung weitgehend auf den Frequenzbereich unterhalb von 3 kHz beschränkt, hier aber durchweg von relativ hoher Intensität. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich in allen Rufen unter 1,2 kHz, die größte haben vorwiegend Anteile in der ersten Rufhälfte zwischen 0,5 bis 0,8 kHz. Dies gilt auch für die gekoppelten Hauptrufformen, in diesen ist meist das erste Einzelrufelement nicht das intensivste, so daß die größte Amplitude innerhalb des Lautes in einem der späteren Elemente erreicht wird. Im zeitlichen Ablauf ist die Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe durchweg ziemlich gleichbleibend, die erste Rufhälfte zeigt allerdings ein leichtes Übergewicht relativ höherer Frequenzanteile. Vorzugsweise sind, soweit überhaupt vorhanden, Frequenzen oberhalb 1,5 kHz dann dort ausgebildet. Meist setzen alle Frequenzanteile unterhalb 1 kHz im Rufbeginn nahezu simultan ein, am Rufende sind immer die basalsten gedehnt. Die aufgezeichneten gekoppelten Hauptrufe zeigen im Beginn und Ende des Lautes ein allmähliches Einsetzen der Frequenzanteile von den tiefen zu den hohen und zum Ende hin entsprechend einen umgekehrten Abfall. In diesen Rufen sind teilweise in den weniger lauten Zwischenphasen zwischen den Einzelrufelementen nur die intensiveren Anteile unterhalb 1,5 kHz ausgebildet. Die Frequenzverteilung in den Hauptrufen ist überwiegend bis nahezu rein klangartig. Die Formanten verlaufen in einem flachen, langgestreckten Bogen, teilweise lassen sie eine Gliederung in einen bogenförmigen Verlauf in der ersten Rufhälfte, der dann in der zweiten in einem fast geradlinigen Schenkel ausläuft, erkennen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist gering und im Lautspektrogramm nicht meßbar; der hörbare Tonhöhenwechsel von einer helleren ersten Lauthälfte zu einer dunkleren zweiten ergibt sich dadurch, daß anfangs etwas höhere Frequenzanteile von relativ größerer Intensität sind, während am Ende des Rufes die basalsten vorherrschen. Die Basalformante ist mit wenig wechselnder Lage zwischen 0,10 bis 0,2 kHz ausgebildet und in der Abbildung nicht sichtbar, sie ist nur in der zweiten Rufhälfte von hoher Amplitude. Unterhalb 1 kHz finden sich bis auf den Rufbeginn 5—6 durchweg intensive Formanten, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4: 5: . . . In manchen Rufen findet eine Intensitätsverlagerung von höheren Formanten im Beginn zu tieferen im Lautende statt.

2.4.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 74—80)

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine vorwiegend intensive Rufform mit deutlich zweisilbigem Aufbau aus hellerer, klanghafter erster Rufhälfte und tiefer-

klingendem, geräuschhaft rauhem zweiten Teil, der hörbar nachgestoßen wird. Dieses Nachstoßelement läßt manchmal den Aufbau aus einzelnen, sehr kurzen, zusammenhängenden Lautstößen erkennen. Tiger äußern den Hauptruf mit Nachstoßelement mit individuell unterschiedlicher Häufigkeit, allgemein jedoch nicht oft; insgesamt stellt er aber wohl die vorherrschende intensive Rufform dar. Neben der geringen spontanen Rufaktivität tritt er vornehmlich in heterotypen Lautfolgen zusammen mit Mauzern und Hauptrufen bei Junge führenden Weibchen oder rolligen Weibchen in Abwesenheit eines Katers auf. Auch den Hauptruf mit Nachstoßelement äußern Tiger vorwiegend in Bewegung, bisweilen auch im Liegen oder aus dem Stand, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist kaum sichtbar. Das Maul ist im ersten helleren Rufteil weit geöffnet, teilweise stehen die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge unter der hochgezogenen Oberlippe frei, im zweiten tieferklingenden ist es wieder wesentlich weiter geschlossen, die oberen Caninen sind ganz oder weitgehend durch die Oberlippen bedeckt. Bei kaltem Wetter ist deutlich zu sehen, daß in der zweiten Rufhälfte, dem Nachstoßelement, die Luft mit Nachdruck ausgeatmet wird. Es gibt einige Verhaltenszusammenhänge, in denen Hauptrufe mit Nachstoßelement mit einiger Regelmäßigkeit auftreten. So bei Weibchen während der Rolligkeit, wenn kein Männchen anwesend ist (Kleiman 1974, Ulmer 1966), ebenso rufen die Weibchen, wenn sie von ihren Jungen getrennt werden. Miteinander vertraute Tiere eines Paares oder einer größeren Gruppe reagieren auf die Trennung voneinander auch mit Rufen.

Die Funktion des lauten Hauptrufes mit Nachstoßelement ist die eines Kommunikationsmittels über größere Distanz, das den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren ermöglicht, ebenso aber auch dazu geeignet ist, durch Lokalisation eines rufenden Artgenossen die Begegnung mit diesem zu suchen oder zu vermeiden. Hinsichtlich ihrer Funktion besteht zwischen den beiden Hauptruftypen wohl kein Unterschied, dafür spricht auch ihr gemeinsames Vorkommen in derselben Lautfolge. Eine funktionale Trennung von Brüllen (= Hauptruf mit Nachstoßelement ?) und Partnerruf (= Hauptruf ?) — nur letzterer werde auch von Artgenossen beantwortet —, wie Hemmer (1966) sie vollzieht, erscheint nach den Beobachtungen im Verlauf dieser Untersuchung und den Angaben Schallers (1967) aus dem Freiland nicht gerechtfertigt.

Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind vorwiegend von großer Intensität, auch Rufe mittlerer und manchmal geringer Lautstärke können jedoch in Ansätzen ein Nachstoßelement aufweisen. Die Intensitätsverteilung im Hauptruf mit Nachstoßelement ist ziemlich gleichmäßig, das Intensitätsmaximum ist meist im Übergang vom ersten Rufteil zum Nachstoßelement ausgebildet; dieser zweite Teil des Rufes setzt mit dem kraftvollen Ausatmen ein. Der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement zwischen Phasen größerer und geringerer Amplitude ist teilweise gut zu hören und wird bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich, läßt sich strukturell jedoch im Lautspektrogramm kaum nachweisen. In leiseren Formen kann der Grad der Ausbildung des Nachstoßelements sehr variabel sein, auch in Relation zur Gesamtdauer des Rufes. Die Ruflänge bewegt sich im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,7 — 2,4 sec, intensive Formen sind durchweg über 1,2 sec; in diesen ist die Ausbildung des Nachstoßelements fast immer deutlich. Bisher wurden keine aus mehreren Hauptrufen mit Nachstoßelement gekoppelten Rufformen beobachtet. Tiger äußern Hauptrufe mit Nach-

stoßelement meist in Lautfolgen, auch zusammen mit Hauptrufen und Mauzern, ihre Reihung ist arhythmisch.

Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile zwischen 0,1 — über 7 kHz, der Aufbau der einzelnen Rufe auch desselben Individuums ist hinsichtlich dieses Merkmals jedoch ziemlich variabel, besonders im Bereich über 5 kHz. Frequenzanteile großer Amplitude sind in ihrer Lage recht unterschiedlich, können jedoch bis über 4 kHz reichen. In allen Rufen sind die wesentlichen Anteile unterhalb von 1 kHz zu finden, das Intensitätsmaximum ist meist im Übergang von der ersten Rufhälfte zum Nachstoßelement zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet; in einigen Rufen findet sich die größte Amplitude aber auch im ersten Rufteil bei 0,7 kHz. In der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform treten keine regelmäßigen Lücken auf, ihre Änderung im zeitlichen Verlauf des Lautes läßt ein Vorherrschen hoher Frequenzanteile im Nachstoßelement gegenüber dem helleren Anfangsteil erkennen.

Anfang und Ende des Rufes sind für jeweils 0,2—0,3 sec oft nur aus Anteilen unterhalb 1 kHz aufgebaut. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform weist eine Gliederung in eine eher klangartige erste Rufhälfte und das mehr geräuschhaft spektrale Nachstoßelement auf. Die Formanten verlaufen in einem flachen, langgezogenen Bogen, die Überhöhung im ersten Teil des Rufes ist gering. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten am Lautenede bis zu ungefähr 7:5 betragen, in den meisten Rufen ist er aber wohl geringer. Der deutlich wahrnehmbare Unterschied in der Tonhöhe zwischen dem mehr klangartigen Anfangsteil und dem tieferen Nachstoßelement wird mit dadurch hervorgerufen, daß die erste Rufhälfte reicher an relativ intensiveren Obertönen zwischen 0,4 bis ungefähr 3 kHz ist, alle Anteile größter Amplitude im Nachstoßelement finden sich dagegen unterhalb von 1 kHz.

Die Basalformante liegt — in der Abbildung nicht sichtbar — mit wenig wechselnder Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,1—0,2 kHz und ist von relativ geringer bis mittlerer Intensität im ersten Rufteil, von hoher im Nachstoßelement. Unterhalb von 1 kHz sind 5—7 durchweg ziemlich intensive Formanten ausgebildet, im Nachstoßelement sind davon wegen der weitgehenden spektralen Überlagerung meist nur noch 3 oder 4 erkennbar. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

### 2.4.4 Prusten (s. Abb. 81—83)

Das Prusten ist ein Lautelement geringer Intensität und ähnelt vom Höreindruck etwas dem Schnauben eines Pferdes. Es variiert in seinem Klang zwischen dumpf kehligen und hell, wie durch die Nase geblasenen Formen, wobei die einzelnen Individuen in ihren Ausbildungen des Prustens vornehmlich nur eine der beiden Formen zeigen, aber wohl grundsätzlich beide artikulieren können. Deutlich ist der interne Intensitätswechsel im Verlauf des Prustens aufgrund des Aufbaus aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen. In Gefangenschaft ist es sicherlich die häufigste Lautäußerung des Tigers, besonders bei mit dem Menschen vertrauten Tieren oder dort, wo mehrere gemeinsam in einem Gehege gehalten werden — dann ist dieser Laut wirklich oft zu hören. Angesichts der Beobachtungen von Schaller (1967) im Freiland ist anzunehmen, daß die Häufigkeit des Prustens mit durch die Haltungsbedingungen in zoologischen Gärten bedingt ist, indem entgegen der natürlichen Lebensweise zwei oder mehr Tiger in ständigem engen Kontakt leben. Mit großer

Regelmäßigkeit tritt dieser Laut auch bei Junge führenden Weibchen auf, ziemlich sicher ebenso im Zusammenhang der Paarung. Trotz seines schnaubenden Charakters ist das Prusten ein kehlig erzeugter Laut, worauf schon LEYHAUSEN (1950) hinweist; dies überprüfte ich, indem ich während der Lautartikulation die Hand an den Kehlkopf des prustenden Tieres hielt. Zusätzlich ist aber auch ein Luftstrom durch die Nase an der Ausformung des Lautes beteiligt, wie man deutlich hören kann, wenn die Tiere den Laut mit der Nase dicht vor einem massiven Gegenstand äußern. Diese Beobachtung konnte ich im Verlauf dieser Untersuchung bei mehreren mit mir vertrauten Tigern dadurch bestätigen, daß ich während der Lauterzeugung je einen Finger in die beiden Nasenlöcher des betreffenden Tieres einführte. Wenn Tiger mit Futter oder anderen Gegenständen im Maul oder während des Flehmens (SCHNEIDER 1932, VERBERNE 1970) prusten, so verändert der Laut seinen Charakter kaum und klingt nur weniger dumpf und mehr schnaubend. Normalerweise ist das Maul während der Artikulation des Prustens geschlossen, die Oberlippen werden nur ganz leicht angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, auch die Nasenlöcher sind wenig erweitert; oft erheben die Tiere beim Prusten leicht den Kopf. Eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist nicht sichtbar, bei einigen alten Männchen jedoch ist ein Zusammenziehen der Bauchmuskulatur im Rhythmus der Einzellautstöße im Prusten schwach zu erkennen (LEYHAUSEN, mündl. Mitt.). Unter den Bedingungen der Zoohaltung lassen sich viele Zusammenhänge nennen, die mit großer Regelmäßigkeit das Prusten auslösen. Tiger, die sich gegenseitig auf eine geringe Distanz nahekommen — besonders auch bei der Geruchskontrolle oder beim „Köpfchengeben" (LEYHAUSEN 1973) —, prusten fast immer. Spielerische Angriffe sind häufig von Prusten der beteiligten Tiere begleitet, ebenso werden sie oft auch durch Prusten seitens des Angegriffenen beendet, oder dieser geht mit der gleichen Lautäußerung in ein Verfolgungsspiel ein. Nahezu immer beantworten Tiger das Prusten eines Artgenossen ebenfalls mit Prusten, sie reagieren ebenso auf eine Imitation des Lautes durch den Beobachter, bei mit dem Menschen vertrauten Tieren schon auf dessen Annäherung hin. Im ritualisierten Verfolgungslauf vor der Kopula äußern beide Partner bei fortschreitender Annäherung das Prusten gereiht in ziemlich schneller Folge, das Männchen setzt die Lautäußerung nach dem Aufreiten manchmal noch beim Nackenbiß fort. Wenn das Weibchen sich am Ende der Begattung herumwirft und nach ihm schlägt, prustet es im Abspringen vom Weibchen und danach in dessen Richtung meist noch einige Male. Junge führende Weibchen äußern diesen Laut häufig wohl spontan, aber andererseits auch in einigen typischen Situationen, die sich auch experimentell herbeiführen lassen; so, wenn sie sich den Jungen nähern oder die Jungtiere sich weit z. B. in Richtung auf den Beobachter von ihnen entfernen, und besonders, wenn die Jungen vom Muttertier getrennt werden. Aus all diesen Beobachtungen ist es wahrscheinlich, daß die Funktion des Prustens die eines Lock- und Beschwichtigungslautes ist. Die erste Funktion dürfte es besonders im Zusammenhang der Jungenaufzucht haben, die zweite eher auch zwischen adulten Tieren. Hier beschwichtigt das prustende Tier den Artgenossen, dem es sich nähert, durch die Lautäußerung und tut mit ihr gleichzeitig seine eigenen friedlichen Absichten kund.

Das Prusten ist von geringer Intensität, deutlich ist aber der interne rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf des Lautes aufgrund seines Aufbaus aus einzelnen zusammenhängenden Lautstößen größerer Amplitude und dazwischenliegenden Phasen eines signifikanten Intensitätsabfalls. Im vorliegenden Tonbandmaterial

besteht das Prusten aus 6—10 intensiven Einzellautstößen, die im Beginn deutlicher getrennt ausgebildet sind als im relativ lauteren zweiten Teil des Lautes. Dort ist die Dauer der Phasen des Intensitätsabfalls nicht meßbar, weil die Einzellautstöße weitgehend miteinander verschmelzen, die ersten Lautstöße sind durch solche Phasen von ca. 0,02 sec Dauer getrennt. Die zum Lautende hin in ihrer Intensität auch absolut zunehmenden Einzellautstöße werden von anfangs um 0,07 bis zum Ende mit ca. 0,1 sec fortschreitend länger. Prusten „decrescendo" mit größerer Amplitude der Einzellautstöße am Beginn des Lautes, wie Reschke (1960) es beschreibt, konnte ich bisher nicht beobachten.

Bei einigen Tigern treten Prustlaute auf, in denen im basalen Bereich unterhalb 1 kHz pro höherfrequentem Einzellautstoß noch ein weiterer geringerer Intensität — in wenigen Fällen auch mit gleich hoher Amplitude wie dieser — ausgebildet ist, beide sind geringfügig zeitlich gegeneinander versetzt, der höherfrequente folgt nach. Anhand des bisher vorliegenden Tonbandmaterials ist nicht zu entscheiden, ob alle Individuen solche Prustlaute ausbilden können und in welchem Maße hierin eventuell individualtypische Unterschiede auftreten.

Mit der unterschiedlichen Anzahl der Einzellautstöße schwankt die Dauer des Prustens zwischen 0,5—0,8 sec; bisweilen ist es auch an Mauzer gekoppelt, von solchen Lauten waren jedoch keine Analysen möglich. Es kann in homotypen Lautfolgen und ebenso auch in heterotypen mit anderen Lautformen des Tigers auftreten, die Reihung der Einzellaute darin ist immer arhythmisch.

Das Prusten setzt sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,1 — über 7 kHz zusammen; die schwachen Einzelpulse am Beginn des Lautes, selten auch noch ein oder zwei an seinem Ende, sind im Lautspektrogramm in ihrem Frequenzaufbau reduziert. Größere Amplitude können Anteile unterhalb 0,8 und zwischen 1,5—6 kHz erreichen. Das Intensitätsmaximum findet sich in der überwiegenden Zahl der Laute zwischen 2—4 kHz, meist über 3 kHz, in einem Einzellautstoß der zweiten Lauthälfte, manchmal auch im letzten. In einigen Prustlauten erreichen Anteile in den basalen Pulsen unterhalb 0,5 kHz ähnlich hohe Intensität wie die im oberen Bereich. Außer in den Ausbildungen dieses Lautes mit weitgehender oder völliger Reduktion der basalen Pulse treten keine Lücken in ihrer Frequenzzusammensetzung auf.

Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Verlauf des Prustens ergibt sich aus seinem Aufbau aus zusammenhängenden Einzellautstößen und dazwischenliegenden Phasen geringerer Amplitude, in denen besonders im Beginn des Lautes mit den weniger intensiven und deutlicher getrennten Lautstößen kaum Frequenzanteile vorhanden sind. Die Frequenzverteilung im Prusten des Tigers ist rein geräuschhaft spektral.

### 2.4.5 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Zu diesen Lautformen ist beim Tiger keine lautspektrographische Auswertung möglich, weil beide Geschlechter während der Begattung gleichzeitig Laute äußern. Von den Weibchen ist ein rauhes, fauchendes Grollen unterschiedlicher Intensität, häufig in- und exspirativ erzeugt, zu hören. Meist beginnen sie mit der Lautäußerung, wenn das Männchen den Nackenbiß ansetzt. Insgesamt jedoch ist die Lautgebungsaktivität verschiedener Weibchen während der Kopula recht unterschiedlich. Gegen Ende des Paarungsaktes schwillt das Grollen in seiner Lautstärke meist erheblich an und überlagert sich stark mit Fauchen und anderen agonistischen Lautformen; in dem Augenblick, in dem sich das Weibchen gegen den Kater herumwirft und dieser

abspringt, ist es fast röhrend. Auch nach dem Ende der Begattung grollen und fauchen die Weibchen manchmal noch in Richtung des Männchens. Dessen Lautäußerungen beim Deckakt beschreiben einige Autoren (BAUDY schriftl. Mitt. zit. n. SCHALLER 1967, KLEIMAN 1974, SANKHALA 1967). SCHALLER (1967) deutet es entsprechend der bei den von ihm zitierten Autoren verwendeten Termini als „roaring", ohne dies von den von ihm auch als „roaring" bezeichneten lauten Einzelrufen des Tigers zu trennen. Die Lautäußerung des Tigermännchens setzt wahrscheinlich mit dem Moment der vollständigen Immissio Penis ein und bricht mit dem Abspringen vom Weibchen ab. Es handelt sich dabei um einen langgezogenen, mehrfach in seiner Intensität schwankenden, lauten mauzartigen Ruf durchweg ziemlich reinen Klanges. Die einzelnen Männchen sind bei der Paarung allerdings sehr unterschiedlich lautgebungsaktiv.

### 2.5 Jaguar *(Panthera onca)*

Im wesentlichen sind es die bisher schon mehrfach erwähnten Untersuchungen, die auch Angaben zu Lautäußerungen des Jaguars enthalten (HEMMER 1966, LEYHAUSEN 1950, RESCHKE 1960, 1966, ULMER 1966). Die verschiedenen Autoren erwähnen als Lautelemente eine Vielfalt von Mauzern unterschiedlicher Lautstärke, das intensive Brüllen, den Partnerruf und die strukturierte Rufreihe, meist wegen ihres an eine durch Holz geführte Säge erinnernden Höreindrucks als Sägereihe bezeichnet. HEMMER (1966) führt zusätzlich das Prusten an. Meines Wissens liegen aus dem Freiland keine eingehenden Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten dieser Art vor. Im Verlauf dieser Untersuchung waren Stimmäußerungen nicht häufig zu vernehmen, vorherrschend waren Mauzlaute und die intensive strukturierte Rufreihe. Ziemlich regelmäßig treten verschiedene Lautformen bei Junge führenden Weibchen und in beiden Geschlechtern im Verlauf der Paarung auf. Ebenso rufen rollige Weibchen meist anhaltend und häufig, wenn sie während der Hitzeperiode ohne Kater sind.

#### 2.5.1 Mauzen (s. Abb. 84—88)

Mauzer sind leise bis halblaute Rufe sehr unterschiedlicher Klangartigkeit und Tonhöhe, meist sind sie relativ kurz, lassen aber trotzdem einen internen Tonhöhenwechsel erkennen. Insgesamt stellen Mauzlaute die häufigste Lautform des Jaguars dar, die einzelnen Individuen zeigen allerdings erhebliche Unterschiede in ihrer allgemeinen Lautgebungsaktivität. Spontan äußern Junge führende Weibchen regelmäßig Mauzer, ebenso bisweilen vom vertrauten Partner getrennte Tiere. Diese Rufform findet sich auch manchmal in arhythmischen Folgen vor dem Beginn einer strukturierten Rufreihe, jedoch strukturell nicht in diese integriert.

Jaguare rufen Mauzer in beliebiger Körperhaltung, in halblauten Formen ist die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung etwas sichtbar. Die Maulöffnung dabei ist sehr variabel, auch in Abhängigkeit von der Tonhöhe und Intensität des Lautes. In wenigen Zusammenhängen treten Mauzer so regelmäßig auf, daß Aussagen zur Auslösung dieser Rufform neben der Spontanartikulation möglich sind. So rufen Weibchen nach der Trennung von ihren Jungen Mauzlaute, ebenso voneinander getrennte Partner eines Paares, in beiden Fällen meist zusammen mit anderen, intensiven Rufformen. Die Funktion der Mauzer dürfte darin liegen, den Zusammenhalt mehrerer Tiere im Nahbereich aufrechtzuerhalten — wohl besonders des Muttertieres mit seinen Jungen.

Die Intensität dieser Lautform ist gering bis mittel, die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist in den kurzen Formen meist ziemlich gleichmäßig, einige haben aber auch einen schwachen Anlaut. Gedehnte oder aus mehreren Einzellauten zusammengekoppelte Mauzer können interne Schwankungen ihrer Lautstärke aufweisen, bei letzteren ist dies die Regel. Entsprechend variabel ist die Dauer der Mauzer, sie bewegt sich im vorhandenen Tonbandmaterial zwischen 0,3—2,2 sec, dabei sind die einfachen Laute allerdings durchweg kürzer als 1 sec. Häufig sind mehrere Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, auch in heterotypen gemeinsam mit anderen Lautelementen. Zwischen den Einzellauten bestehen jeweils keine regelmäßigen Abstände, die Reihung erfolgt also arhythmisch. Der Frequenzbereich dieser Rufform kann ohne regelmäßig auftretende Lücken Anteile von 0,15—7 kHz umfassen, der Grad der Ausbildung hoher Frequenzen ist jedoch sehr unterschiedlich. Große Amplitude haben Anteile bis hinauf zu 4 kHz, teilweise aber auch nur bis 2,5 kHz, je nach der Klangfarbe des Lautes. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung findet sich ziemlich einheitlich zwischen 0,7—1,0 kHz, in den kurzen Lauten meist um die Rufmitte. Diese weisen auch in ihrem Verlauf eine weitgehend gleichbleibende Zusammensetzung auf, im Anfang setzen alle Anteile fast simultan ein, am Ende sind nur die basalen etwas gedehnt, die höheren brechen nahezu gleichzeitig ab. Besonders in den langgezogenen Formen gibt es von diesem Aufbau allerdings auch erhebliche Abweichungen. Die Frequenzverteilung ist sehr unterschiedlich, neben ganz überwiegend klangartigen Ausbildungen dieses Lautes kommen auch solche nahezu rein spektralen Aufbaus vor. Die Formanten haben in den kurzen Mauzern eine Bogenform mit geringer Überhöhung, in den gedehnten Lauten läuft der Bogen in einem fast geradlinigen Schenkel unterschiedlicher Länge aus. In gekoppelten Mauzformen ist der Formantverlauf entsprechend der Anzahl der Einzellautelemente mehrfach wiederholt. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen den relativ höchsten Anteilen — in den kurzen Mauzern durchweg um die Mitte des Lautes — und den tiefsten im Rufbeginn und/oder -ende höchstens 3:2 betragen, ist in der Mehrzahl der Mauzer jedoch geringer. Die Basalformante wechselt in ihrer relativen Intensität und Frequenzzusammensetzung im Bereich zwischen 0,15—0,4 kHz mit der unterschiedlichen Klangfarbe der Laute. Unterhalb von 3 kHz sind 8—11 Formanten vorwiegend großer Amplitude ausgebildet, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

2.5.2 Hauptruf (s. Abb. 89—91)

Diese Rufform stellt einen mit großer Intensität artikulierten Mauzer dar. Hauptrufe sind durchweg etwas gedehnt und weisen meist einen Unterschied in der Tonhöhe zwischen hellerem Anfangsteil und tieferklingendem Lautende auf. Ihre Klangartigkeit und Klanghöhe sind allgemein recht variabel. Reschke (1960) verwendet den Terminus Hauptruf beim Jaguar für die Elemente der strukturierten Rufreihe, dies aber abweichend von der Verwendung desselben Begriffs z. B. beim Löwen. Der intensive Hauptruf ist allgemein nicht häufig zu hören; bisweilen ist diese Rufform einzeln oder in einer arhythmischen Lautfolge vor einer strukturierten Rufreihe des Jaguars ausgebildet, jedoch strukturell nicht in diese integriert. Ebenso äußern Männchen und Weibchen manchmal Hauptrufe, wenn sie vom vertrauten Partner getrennt sind. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar, die Lautäußerung erfolgt in beliebiger Haltung. Das Maul ist beim Rufen in der ersten Lauthälfte weit geöffnet, die oberen Caninen sind meist in

ihrer vollen Länge zu sehen, gegen Ende des Hauptrufes ist das Maul wieder mehr geschlossen.

Auslösende Reize für die Artikulation von Hauptrufen waren nur in wenigen Fällen festzustellen. Ziemlich sicher rufen die Partner eines Paares, wenn man sie voneinander trennt, hierbei jedoch mit großen individuellen Unterschieden in der Rufhäufigkeit. Die Tiere antworten sich auch kaum gegenseitig auf ihre Rufe. Neben den lauten Hauptrufen treten dabei fast immer auch noch weitere intensive Lautformen auf. Die Funktion der Hauptrufe dürfte im Dienste der Kommunikation über größere Entfernungen zu sehen sein, sie erleichtern den Zusammenhalt bzw. das Zusammenfinden miteinander vertrauter Tiere.

Die Intensität dieser Rufform ist hoch, sie bildet mit den weniger lautstarken Mauzern ein Lautkontinuum, beide gehen fließend ineinander über. Die interne Intensitätsverteilung in den Hauptrufen ist meist weitgehend gleichmäßig ohne signifikante Schwankungen, diese können allerdings vereinzelt auch auftreten. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,7—1,3 sec. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen wurden bisher nicht beobachtet. Hauptrufe sind meist zu Lautfolgen gereiht, in heterotypen oft gemeinsam mit Mauzern, die Pausen zwischen den Einzelrufen darin sind unregelmäßig. Ihre Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,15—7 kHz umfassen, die Ausbildung hoher Frequenzen ist in den einzelnen Rufen jedoch recht unterschiedlich. Große Amplitude haben nahezu durchgehend alle Anteile bis hinauf zu 4 kHz, in einigen Lauten auch nur bis 3 kHz. Das Intensitätsmaximum wird in unterschiedlicher relativer zeitlicher Lage im Rufverlauf zwischen 0,6—1,2 kHz erreicht. Die zeitliche Änderung der Frequenzzusammensetzung zeigt vorherrschend ein fast simultanes Einsetzen aller Frequenzanteile im Beginn des Rufes, am Ende sind nur die basalen etwas gedehnt. Allgemein ist die erste Rufhälfte reicher an hohen Frequenzen als die zweite. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform des Jaguars ist variabel, meist jedoch überwiegt eine eher klangartige Ausbildung. Die Formanten haben im Anfangsteil des Rufes die Form eines Bogens, der in der zweiten Lauthälfte in einem unterschiedlich langen, fast geradlinigen Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes bis zu 3:2 betragen, ist in der Mehrzahl der Rufe aber geringer. Die Basalformante findet sich mit mittlerer bis großer Intensität im Bereich zwischen 0,15 bis 0,4 kHz. Unterhalb 3 kHz sind 7—12 Formanten mittlerer bis hoher Amplitude ausgebildet, dazwischen sind stellenweise schwache Anteile spektraler Verteilung vorhanden. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

### 2.5.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 92, 93, 97, 98)

Diese Rufform ist ein vorwiegend intensiver Laut mit meist deutlicher Gliederung in einen hellen, mehr klangartigen Anfangsteil und einen tieferklingenden, eher geräuschhaften zweiten Rufteil, der teilweise einen Aufbau mit rhythmischem internen Intensitätswechsel erkennen läßt. Der Grad der Ausbildung des Nachstoßelements kann in den einzelnen Rufen recht unterschiedlich sein. Hauptrufe mit Nachstoßelement sind allgemein nicht häufig, meist treten sie im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe dieser Art als deren einleitendes Element auf oder auch arhythmisch gereiht in einer — meist heterotypen — Lautfolge vor einer gegliederten Rufreihe, dann aber strukturell nicht in diese einbezogen. Die Körperhaltung

bei der Artikulation dieser Rufform ist nicht fixiert, die Tiere rufen sie auch in Bewegung; die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist gut sichtbar. Ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement der einleitende Ruf einer strukturierten Rufreihe, so ist die Körperhaltung bei der Lautartikulation dann eher fixiert. Die Tiere rufen diese meist im Stehen, bisweilen auch im Sitzen oder Liegen. Das Maul ist im ersten, hellerklingenden Rufteil weit geöffnet, häufig sind die oberen Caninen in ihrer vollen Länge zu sehen; in der zweiten Rufhälfte, dem Nachstoßelement, ist das Maul wieder mehr geschlossen, die oberen Caninen sind weitgehend oder völlig wieder von der Oberlippe bedeckt.

Auslösung und Funktion dieser Rufform sind einmal im Rahmen ihrer Zugehörigkeit zur strukturierten Rufreihe des Jaguars zu sehen, zum anderen treten Hauptrufe mit Nachstoßelement neben Mauzern und Hauptrufen dann oft auf, wenn vertraute Tiere voneinander getrennt worden sind. Somit ist eine funktional bestimmte Trennung zwischen den beiden intensiven Einzelrufformen des Jaguars, dem Hauptruf und dem Hauptruf mit Nachstoßelement, wohl nicht gegeben, beide stellen ein Kommunikationsmittel über größere Distanz dar, mit dem der Kontakt zwischen Individuen aufrechterhalten bzw. wiederhergestellt werden kann. Hemmers (1966) rein funktionale Definition eines lauten Partnerrufs im Gegensatz zu anderen intensiven Rufformen erscheint nicht gerechtfertigt und dürfte kaum strukturell abzugrenzen sein.

Die Intensität der Hauptrufe mit Nachstoßelement ist durchweg hoch, bisweilen zeigen aber auch weniger lautstarke Rufe Ansätze zur Ausbildung eines Nachstoßelements. Meist sind diese Rufe in ihrem zeitlichen Verlauf von gleichbleibender Lautstärke, das Intensitätsmaximum liegt vorwiegend im Übergang zwischen dem ersten, eher klangartigen Rufteil und dem Nachstoßelement. Der in einigen Lauten gut hörbare rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement ist in allen bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich, läßt sich jedoch strukturell im Lautspektrogramm nur in wenigen Fällen andeutungsweise erkennen. Die Dauer der Hauptrufe mit Nachstoßelement beträgt zwischen 0,6—1,4 sec, dehnbar ist eher die erste, klangartige Rufhälfte. Bisher liegen keine Beobachtungen vor, die das Auftreten von aus mehreren dieser Einzellaute gekoppelten Rufformen bestätigen. In homotypen Ruffolgen und in den häufigeren heterotypen zusammen mit Hauptrufen und Mauzern sind Hauptrufe mit Nachstoßelement arhythmisch gereiht. Als einleitende Rufform der gegliederten Rufreihe des Jaguars sind sie in diese strukturell integriert, die Rufreihe setzt sich jedoch in ihrem weiteren rhythmischen Verlauf aus einer anderen Rufform zusammen. So ergibt sich auch hier keine regelmäßige Wiederholungsrate in einem bestimmten Zeitintervall für die Hauptrufe mit Nachstoßelement. Sie können sich aus Frequenzanteilen im Bereich von 0,15 — über 7 kHz zusammensetzen, die relative Ausbildung der Frequenzen über 5 kHz variiert allerdings. Große Amplitude erreichen alle Anteile unterhalb 3 kHz, in einigen Rufen auch hinauf bis 4 kHz. Die Lage der intensivsten Frequenzen ist auch in den Rufen desselben Tieres unterschiedlich und schwankt insgesamt im Bereich zwischen 0,6—2,1 kHz, sie finden sich aber meist unterhalb 1,5 kHz. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung ist überwiegend im Übergang zwischen dem ersten, klangartigeren und dem zweiten, eher geräuschhaften Rufteil ausgebildet, in einigen Rufen jedoch auch in der ersten Lauthälfte. Der Frequenzaufbau der Hauptrufe mit Nachstoßelement weist keine regelmäßigen Lücken auf, die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung

ist gekennzeichnet durch das Vorherrschen relativ höherer Frequenzen im zweiten Rufteil, dem Nachstoßelement, gegenüber der klanglich helleren ersten Lauthälfte. Im Beginn des Lautes setzen alle Frequenzanteile fast simultan ein und brechen nahezu ebenso am Ende des Rufes wieder ab, die basalsten können dort allerdings manchmal auch etwas gedehnt sein. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform läßt trotz einiger Varianz durchgehend eine Gliederung erkennen, die den Höreindruck bestätigt; die erste, hellere Rufhälfte ist mehr klangartig, das tieferklingende Nachstoßelement eher geräuschhaft spektral aufgebaut, auch hier ist jedoch besonders im basalen Bereich der Verlauf einzelner Formanten noch zu erkennen. Diese weisen im Anfangsteil des Rufes eine Bogenform auf, die in der zweiten Rufhälfte in einem langsam abfallenden, fast geradlinigen Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten am Rufende bis zu 3:2 betragen, ist in der Mehrzahl der Laute aber geringer. Im Verlauf derselben Formante kann ebenfalls zwischen Rufbeginn und -ende ein Tonhöhenunterschied von ungefähr 5:4 bestehen, beide können sich aber auch aus den gleichen Frequenzanteilen zusammensetzen. Der deutlich hörbare Tonhöhenwechsel im Hauptruf mit Nachstoßelement wird noch dadurch verstärkt, daß in der ersten Rufhälfte durchweg relativ intensivere Obertöne bis 3 kHz vorhanden sind, die im Nachstoßelement in ihrer relativen Amplitude gegenüber den basalen Anteilen abfallen. Die Hauptformanten sind in beiden Lauthälften die gleichen, es findet also im Rufverlauf keine Intensitätsverlagerung zwischen Formanten statt. Die Basalformante ist mit vorwiegend großer Intensität und unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich zwischen 0,15—0,3 kHz ausgebildet, unterhalb 1 kHz finden sich 3—5 Formanten durchweg großer Amplitude. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

2.5.4 Nachstoßer (s. Abb. 94—96, 99)

Diese Lautform bildet das eigentliche Bauelement der strukturierten Rufreihe des Jaguars, Reschke (1960) verwendet für sie abweichend von allen anderen Autoren den Terminus Hauptruf. Die Nachstoßer sind meist kurze Rufe überwiegend geräuschhaft rauhen Charakters, bisweilen ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zu hören. Sie ähneln klanglich dem Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement, zwischen dieser Strukturkomponente innerhalb eines Rufes und den Nachstoßern als eigenständiger Rufform ist jedoch eine begriffliche Trennung notwendig. Bisweilen folgen einzelne Nachstoßer auf einen Hauptruf oder Hauptruf mit Nachstoßelement, sie sind dann meist von geringer Intensität und rein geräuschhaft, zudem können sie auch deutlich gedehnt sein. Die strukturierte Rufreihe, deren wesentlichen Bestandteil die Nachstoßer darstellen, ist allgemein nicht oft zu hören, die einzelnen Individuen sind allerdings sehr unterschiedlich ruffreudig. Bei den schwachen Nachstoßern im Anschluß an einen Hauptruf oder einen Hauptruf mit Nachstoßelement ist die Körperhaltung während der Lauterzeugung nicht fixiert; im Verlauf der Rufreihe werden die intensiven Nachstoßer jedoch bei vollrhythmischer Abfolge meist im Stehen, manchmal auch im Liegen oder Sitzen, selten in der Bewegung geäußert. In der Rufreihe ist die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung der Nachstoßer sehr deutlich, die Rumpfmuskulatur zieht sich mit der exspirativen Artikulation jedes einzelnen Rufes krampfartig kurz zusammen. Das Maul ist beim Rufen nur mittelweit geöffnet, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen weitgehend oder auch in ihrer vollen Länge. Auslösung

und Funktion der Nachstoßer stehen im Zusammenhang mit ihrer hauptsächlichen Ausbildung innerhalb der strukturierten Rufreihe des Jaguars und sind dort besprochen. Eine eigenständige Funktion kommt den Nachstoßern wohl kaum zu. In der Strukturanalyse sind einzelne, schwache Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf oder einen Hauptruf mit Nachstoßelement getrennt von den intensiven Nachstoßern innerhalb der strukturierten Rufreihen aufgeführt, soweit sie sich in dem jeweiligen Merkmal unterscheiden; beide sind jedoch Elemente eines Lautkontinuums.

Die Nachstoßer im Zusammenhang der Rufreihe sind in deren vollrhythmischem Abschnitt von hoher Intensität, im Beginn und Ende der Rufreihe kommen auch leisere Formen vor; die einzelnen Nachstoßer sind durchweg von geringer Lautstärke. Nachstoßer sind strukturell allgemein durch den rhythmischen Intensitätswechsel im Rufverlauf gekennzeichnet. In den Nachstoßern innerhalb der Rufreihe ist dieses Merkmal lautspektrographisch meist nur andeutungsweise zu erkennen, läßt sich jedoch bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät ganz ausgeprägt wahrnehmen. Die weniger intensiven Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf oder einen Hauptruf mit Nachstoßelement, bisweilen auch die leisen Nachstoßer am Beginn oder vornehmlich am Ende der Rufreihe, weisen einen auch im lautspektrographischen Bild signifikanten Wechsel zwischen Phasen geringer und größerer Amplitude auf; dieser ist manchmal wohl nicht ganz streng rhythmisch, eventuell ist auch der relative Intensitätsunterschied zwischen den Phasen nicht durchgehend gleich groß. Die Impulse relativ höherer Amplitude dauern 0,01 bis 0,02 sec, die jeweils zwischen zwei liegende Phase des Intensitätsabfalls 0,01 bis 0,03 sec. Die Zahl der Einzellautstöße beträgt je nach der Dehnung der separaten Nachstoßer zwischen 10 und 25. Die Nachstoßer innerhalb des intensiven Abschnitts der strukturierten Rufreihe des Jaguars setzen sich ungefähr aus 10 dieser Einzelpulse zusammen. Nachstoßer im Verlauf der Rufreihe sind allgemein kurz, an ihrem Ende treten auch bisweilen gedehnte Formen auf. Diese sind bei den separaten Nachstoßern häufig. Insgesamt bestehen wahrscheinlich zwischen den einzelnen Individuen gewisse Unterschiede hinsichtlich der durchschnittlichen Dauer ihrer Nachstoßer in der Rufreihenzusammensetzung. Für dasselbe Individuum haben aber die Nachstoßer im Vollrhythmus der Rufreihe eine weitgehend konstante Länge. Bei Nachstoßern mit einer Dauer von 0,2—0,25 sec sind mit Pausenlängen von 0,1 sec zwischen den Einzelrufen innerhalb von 2 sec bis zu 7 Rufe im vollrhythmischen Abschnitt der Rufreihe ausgebildet. Separate Nachstoßer dauern wegen der größeren Tendenz zur Dehnung in dieser Lautform zwischen 0,3 und 0,6 sec. Der Frequenzbereich der Nachstoßer kann Anteile von 0,15 — über 7 kHz umfassen, diejenigen oberhalb 5 kHz fehlen aber häufig oder sind nur schwach ausgebildet. Frequenzen großer Amplitude finden sich im wesentlichen unterhalb von 3,5 kHz, wenige Nachstoßer haben auch intensive Anteile bis hinauf zu 6 kHz. Die größte Amplitude erreichen Anteile im basalen Bereich um 0,25 kHz; bei 1,0, 2,0 und 3,0 kHz liegen aber auch oft solche kaum geringerer Intensität. Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer nicht regelmäßig auf, bei vielen Tieren ist jedoch zwischen 1,4—1,6 kHz ein signifikanter Intensitätsabfall gegenüber den benachbarten Anteilen zu beobachten. Die einzelnen, wenig intensiven Nachstoßer außerhalb des Zusammenhangs einer Rufreihe umfassen durchweg nur Frequenzanteile zwischen 0,15—5 kHz mit den wesentlichen unterhalb 3 kHz. Große Amplitude erreichen in diesen Nachstoßerausbildungen die

Frequenzen von 0,15—1,5 kHz. Hier ist allerdings zu bedenken, daß die Auswertung dieser Merkmale, besonders im oberen Frequenzbereich, durch die relativ geringe Intensität dieser Rufform beeinträchtigt ist. In ihrem zeitlichen Verlauf ist der Frequenzaufbau der beiden Nachstoßerformen weitgehend gleichbleibend, alle Anteile setzen im Lautbeginn fast simultan ein und brechen ebenso am Rufende wieder ab. Die Frequenzverteilung in dieser Lautform des Jaguars ist überwiegend geräuschhaft spektral. Die Nachstoßer großer Intensität innerhalb einer Rufreihe lassen teilweise im Bereich unterhalb 1,5 kHz jedoch den Verlauf einzelner Formanten erkennen; die weiteren Ausführungen beziehen sich also nur auf diese Nachstoßerformen. Die Formanten haben eine Bogenform geringer Überhöhung. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Frequenzanteilen um die Lautmitte und den tiefsten in seinem Beginn und am Ende bis zu ungefähr 4:3 betragen, ist meist aber kleiner. Die Lage der Basalformante schwankt etwas im Bereich zwischen 0,15—0,25 kHz, sie ist durchweg von hoher Amplitude. Unterhalb von 1,5 kHz können durchgehend oder partiell 6 bis 9 Formanten ausgebildet sein, meist sind einige davon spektral überlagert; alle Anteile in diesem Bereich sind von großer Intensität. Der Formantquotient ergibt sich entsprechend der Anzahl der vorhandenen Formanten mit 1:2:3:4:5: . . .

### 2.5.5 Vorstoßer (s. Abb. 96)

Vorstoßer sind ein Lautelement des Jaguars, das nur vereinzelt im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe auftritt. Diese Rufe sind leise, kurz und von rein geräuschhaftem Charakter; sie werden inspirativ erzeugt. Hemmer (1966) erwähnt einen schwachen Einatmungslaut in der Rufreihe; es ist anzunehmen, daß es sich hierbei um den Vorstoßer handelt. Diese Rufform ließ sich bisher nur bei einigen Individuen feststellen. Sie entsteht bisweilen in der Einatmungsphase zwischen den intensiven Nachstoßern. Man hat den Eindruck eines lauthaften Luftholens im Anschluß an den exspirativ erzeugten Nachstoßer. Meist sind die Vorstoßer allerdings im schnellen Rhythmus der Rufreihe neben den wesentlich lauteren Nachstoßern für das menschliche Gehör kaum wahrnehmbar. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Vorstoßer ist entsprechend ihrer Ausbildung innerhalb der strukturierten Rufreihe ziemlich weitgehend fixiert, die Tiere rufen vorwiegend im Stehen, Liegen oder Sitzen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich zu sehen, ist aber natürlich nicht in ihrem Anteil gegen die Einatmungsphase zwischen den Nachstoßern abzugrenzen. Während der Vorstoßer ist auch das Maul noch mehr geschlossen als während der Artikulation der Nachstoßer, die oberen Caninen sind in ihrer vollen Länge durch die Oberlippe bedeckt. Da Vorstoßer nicht als eigenständige Rufform außerhalb der strukturierten Rufreihe vorkommen — auch hier sind sie wohl als „Nebenprodukt“ der intensiven exspirativen Lautgebung und der sehr schnellen Abfolge der Einzelrufe anzusehen —, kommt ihnen sicherlich keine eigenständige Funktion zu; diese und ihre Auslösung sind nur im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der strukturierten Rufreihe gegeben.

Die Intensität dieser Rufform ist sehr gering, ein interner rhythmischer Impulswechsel ist bei reduzierter Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät in den relativ intensiveren Formen zu erkennen. Die Auswertung besonders der Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer ist weitgehend dadurch beeinträchtigt, daß sie im Verlauf der strukturierten Rufserie neben den wesentlich intensiveren Nachstoßern

aufgezeichnet wurden, und deren Intensität entsprach die Aussteuerung des Aufnahmegerätes.

Im Lautspektrogramm sind Frequenzanteile zwischen 0,15—3,5 kHz in diskontinuierlicher Verteilung nachweisbar, im wesentlichen um 0,5, 1,0, 2,0 und 3,0 kHz. Aus den erwähnten Gründen sind die meisten Vorstoßer im lautspektrographischen Bild in ihrem Frequenzaufbau auf den Bereich unterhalb 1 kHz beschränkt. Das Intensitätsmaximum in dieser Lautform ist um 0,3 kHz erreicht, eine regelmäßige Lücke im Frequenzaufbau findet sich um 1,5 kHz. In ihrem Zeitverlauf scheinen die Vorstoßer von ziemlich gleichbleibender Frequenzzusammensetzung, auch wenn dieses Merkmal aus den angeführten Gründen im Lautspektrogramm kaum festzustellen ist. Sie sind kürzer als 0,1 sec, teilweise sogar unter 0,05 sec. Im vollrhythmischen Teil einer Rufreihe können innerhalb von 2 sec bis zu 7 Vorstoßer mit einer Pausendauer von 0,2 bis 0,3 sec zwischen den Einzelrufen ausgebildet sein; es ist jedoch selten, daß so viele Vorstoßer hintereinander in Folge im Verlauf einer Rufreihe vorkommen. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist rein spektral.

2.5.6 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 94—99, 103, 104)

Die strukturierte Rufreihe des Jaguars, häufig auch wegen ihrer klanglichen Ähnlichkeit mit dem Geräusch einer in nur einer Richtung durch Holz geführten Säge als Sägereihe bezeichnet (Reschke 1960), ist eine auffällige Lautäußerung, die sich neben ihrer meist hohen Intensität besonders durch die sehr schnelle rhythmische Abfolge der Einzelrufe auszeichnet. Die Rufreihe setzt sich im wesentlichen aus den rauhklingenden Nachstoßern zusammen, ihre Anzahl ist unterschiedlich. Als einleitender Ruf ist manchmal auch ein Hauptruf mit Nachstoßelement strukturell in den Ablauf der Rufreihe integriert. Die Rufreihe ist als einheitliches Lautgebilde („Gestalt") anzusehen, sie zeigt bei aller Varianz doch stets einen arttypischen Aufbau hinsichtlich der beteiligten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf. Die strukturierte Rufreihe des Jaguars ist eine einstrophige heterotype Langfolge (Tembrock 1960 b), besteht sie nur aus Nachstoßern, ist sie homotyp.

Als Rufformen innerhalb einer Rufreihe können grundsätzlich auftreten: als einleitender Ruf ein Hauptruf mit Nachstoßelement, dieser fehlt auch relativ oft; als eigentliche Bestandteile des Rufreihenaufbaus Nachstoßer; bisweilen an ihrem Ende separate Nachstoßer; recht selten in ihrem intensiven Teil Vorstoßer. Vor einer strukturierten Rufserie rufen Jaguare häufig auch Mauzer, Hauptrufe oder Hauptrufe mit Nachstoßelement und selten einige einzelne, schwache Nachstoßer in arhythmischer und unregelmäßiger Abfolge. Diese Lautfolge weist keine Gliederung hinsichtlich der sie zusammensetzenden Rufformen, ihrer Dauer und relativen Intensität auf, all diese Rufe sind strukturell nicht in die gegliederte Rufreihe integriert. Die Anzahl der Nachstoßer innerhalb einer strukturierten Rufreihe ist intraspezifisch sehr variabel, für dasselbe Individuum schwankt ihre Zahl jedoch nur in einem relativ engeren Bereich. In nicht voll intensiver Ausprägung treten allerdings bei allen Individuen auch Rufreihen mit geringer Einzelrufzahl und stark abweichender Zusammensetzung auf.

Im vorliegenden Tonbandmaterial setzen sich die strukturierten Rufreihen eines Männchens A aus 65—90, eines Männchens Z aus 25—45, eines weiteren Männchens J aus 40—65 und die eines Weibchens M aus 18—30 Nachstoßern zusammen. Ob Weibchen durchweg Serien aus weniger Einzelrufen bilden als die Männchen, ist auf

der Grundlage des vorhandenen Materials nicht zu entscheiden. Bei allen vier Individuen sind auch Serien vorhanden, die nur wenige Nachstoßer enthalten, diese sind jedoch nur von geringer Intensität und nicht voll rhythmisch gereiht.

Die einzelnen Jaguare äußern die strukturierte Rufserie mit sehr unterschiedlicher Häufigkeit, allgemein hört man sie aber nicht oft. Regelmäßig kann man sie bei rolligen Weibchen beobachten, die ohne Kater gehalten werden; während der Hitzeperiode äußern sie diese Lautform dann häufig und anhaltend. Männchen und Weibchen äußern die strukturierte Rufreihe bisweilen auch nach der Trennung vom vertrauten Partner. Nach den bisherigen Beobachtungen haben Männchen wahrscheinlich eine relativ höhere spontane Rufrate als Weibchen.

Während der Artikulation der strukturierten Rufreihe verändern die Tiere ihre Körperhaltung meist nicht, nur im weniger intensiven Beginn und/oder Ende sind sie manchmal in Bewegung. Vornehmlich rufen sie im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander und gestrecktem Hals, der Kopf kann leicht gesenkt sein. Manchmal rufen die Tiere auch im Sitzen oder Liegen, dann ist der Kopf meist etwas angehoben. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist ganz deutlich, die Thorax- und besonders Bauchmuskulatur zieht sich ruckartig mit der Artikulation jedes Nachstoßers zusammen und entspannt sich wieder in der kurzen Pause zwischen den Einzelrufen. Die Maulöffnung verändert sich während des vollrhythmischen Teils der Rufreihe nicht oder nur geringfügig in den Pausen zwischen den einzelnen Nachstoßern; während der Lauterzeugung ist das Maul nur mittelweit geöffnet, meist bedecken die Oberlippen die oberen Caninen in ihrer vollen Länge. Zur Auslösung der Rufreihenartikulation geben die Beobachtungen an rolligen Weibchen eindeutige Hinweise, denn sie rufen nur dann, wenn während der Hitzeperiode kein männliches Tier anwesend ist. Sobald eines hinzugelassen wird, hören die Weibchen auf zu rufen, ist ein Männchen von Beginn des Östrus anwesend, so rufen die Weibchen gar nicht. Auch Tiere, die nach der Trennung vom vertrauten Partner rufen, hören damit auf, sobald sie mit diesem wieder zusammen sind. Hier war es in allen bisher beobachteten Fällen allerdings meist nur eines der Tiere, das rief, und nie antworteten andere Jaguare in signifikanter Weise regelmäßig auf die Rufreihe eines Artgenossen mit der gleichen Lautäußerung. Die Funktion der Rufreihe ist damit wohl darin zu sehen, den Zusammenhalt zwischen vertrauten Tieren über eine größere Distanz aufrechtzuerhalten, ebenso können Männchen mit Hilfe dieser Lautäußerung rufende, rollige Weibchen lokalisieren. Wieweit die strukturierte Rufreihe auch eine Rolle im Territorialverhalten des Jaguars spielt, ist nicht zu entscheiden. Meines Wissens liegen dazu auch keine exakten Beobachtungen aus dem Freiland vor. Sicherlich ist es möglich, daß ein Tier, das ein anderes rufen hört, dann eine Begegnung mit diesem vermeidet.

Als einheitliche Rufform hat die Rufreihe des Jaguars mittlere bis vorherrschend große Intensität, Schwankungen der Lautstärke treten allerdings in geringfügigem Maße in ihrem Verlauf auf. Die Nachstoßerserie ist in typischer Weise von fast gleichbleibender Intensität, erst in den letzten Rufen fällt sie allmählich in ihrer Lautstärke ab. Die Nachstoßer am Beginn einer strukturierten Rufreihe können laut oder auch leise sein. Ist als einleitender Ruf ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet, so ist dieser vorwiegend von hoher Intensität, die anschließenden Nachstoßer können in ihrer Lautstärke dagegen wieder etwas abfallen, oft sind sie aber auch noch lauter als der Anfangsruf.

In einer strukturierten Rufserie aus 61 Nachstoßern fallen z. B. erst die letzten

vier deutlich in ihrer Lautstärke gegenüber den vorhergehenden ab, die Rufreihe des Jaguars kann jedoch auch in erheblich mehr Rufen leiserwerdend ausklingen. Mit der Intensitätsabnahme geht die Dehnung der Pausen zwischen den Einzelrufen einher, der Rufreihenrhythmus löst sich auf. Geringfügige Intensitätsunterschiede zwischen den einzelnen Nachstoßern können auch im voll rhythmischen Abschnitt der strukturierten Rufreihe immer einmal vorkommen; ebenso kann eine Rufreihe nach einer Phase, in der die Nachstoßer leiser werden und die Pausen zwischen ihnen größer, mit wieder gesteigerter Lautstärke und schnellerer Abfolge der Einzelrufe fortgesetzt werden. Kennzeichnend arttypisch für den Jaguar ist jedoch insgesamt die weitgehend gleichbleibende, hohe Intensität der Nachstoßer über den größten Teil des Verlaufs der strukturierten Rufreihe. Die Dauer der Rufreihen schwankt bei intensiver Ausbildung im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 12—40 sec, die Mehrzahl dauert 15—30 sec. Die Rufreihendauer ist von der Anzahl der Einzelrufe, ihrer Dauer und der Geschwindigkeit ihrer Abfolge abhängig.

Kennzeichnend für ein Individuum ist nach den bisherigen Auswertungen wahrscheinlich zumindest die durchschnittliche Anzahl der Nachstoßer in seinen intensiven strukturierten Rufreihen, eventuell auch weitere Merkmale in deren Aufbau.

Individualtypische Unterschiede in der Frequenzzusammensetzung einer Lautform und/oder unterschiedliche relative Intensitätsverteilung innerhalb ihres Frequenzspektrums sind wahrscheinlich bei allen Arten dieser Untersuchung vorhanden, lassen sich aber mit den gewählten Auswertungsmethoden nicht gesichert bestimmen.

Die Dauer der Einzelrufe (Nachstoßer) im Verlauf der strukturierten Rufreihe bleibt ziemlich einheitlich gleich (0,2—0,3 sec), nur gegen ihr Ende kommen gedehnte Formen vor. Die Pausen zwischen den Einzelrufen sind im voll rhythmischen Abschnitt der Rufreihe, also nahezu über ihre gesamte Länge, auch weitgehend gleich um 0,1 sec, nur zum Ende hin werden sie länger. Ein Weibchen M zeigt insgesamt längere Dauer ihrer Nachstoßer und der Pausen zwischen ihnen, es war zum Zeitpunkt der Tonbandaufzeichnungen älter als 15 Jahre. Nach Beobachtungen an Tieren in noch höherem Alter ist es wahrscheinlich, daß sich bei sehr alten Individuen die Geschwindigkeit der Abfolge der Einzelrufe reduziert, begleitet von einer Reduktion der Anzahl der Nachstoßer und ihrer Dehnung. Diese Entwicklung kann schließlich zu einem fortschreitenden Zerfall der strukturierten Rufreihe führen, bis die Tiere nur noch wenige Nachstoßer geringer Intensität in Ansätzen rhythmisch reihen. Zur genauen Klärung dieser Zusammenhänge muß noch weiteres Tonbandmaterial gesammelt werden.

Insgesamt ergibt die strukturierte Rufreihe des Jaguars mit den kurzen Einzelrufen und ihrer schnellen, weitgehend gleichbleibenden Abfolge das Bild eines sehr einheitlichen arttypischen Rhythmus.

### 2.5.7 Prusten (s. Abb. 100—102)

Das Prusten ist ein schnaubender Laut geringer Intensität, es klingt weich, nasal blasend. Der Aufbau aus einzelnen, zusammenhängenden Lautstößen ist gut zu hören. Bisher wurde diese Lautäußerung vornehmlich von Junge führenden Weibchen vernommen, von einigen Individuen dann auch recht häufig, ansonsten ist das Prusten bei dieser Art nur selten zu beobachten. Männchen und Weibchen äußern diesen Laut manchmal nach der Trennung vom vertrauten Partner, meist zusammen mit Mauzern — bisweilen direkt an diese gekoppelt — in Lautfolgen. Ein Männchen

prustete mehrfach bei dem vergeblichen Versuch, ein rolliges, aber noch nicht paarungsbereites Weibchen zu begatten. Die Jaguare äußern diesen Laut in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht sichtbar. Das Maul bleibt dabei praktisch geschlossen, die Oberlippen werden jedoch leicht angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, wobei sich auch die Nasenflügel geringfügig erweitern. Es gelang im Verlauf dieser Untersuchung nicht, an einem Jaguar durch direkte Berührung zu überprüfen, in welchem Maße kehlige und nasale Anteile an der Bildung und Ausformung dieses Lautelements beteiligt sind. Nach dem Höreindruck zu schließen, überwiegt das nasale Element. Wenn die Tiere dicht vor einem massiven Gegenstand prusten, kann man den nasalen Luftstrom deutlich wahrnehmen. Manchmal prusten weibliche Tiere mit Jungen spontan, mit großer Regelmäßigkeit läßt sich dieser Laut dann auslösen, wenn man die Jungtiere abtrennt und sie rufen. Meist prusten die Weibchen auch, wenn sie sich ihren Jungen nähern, besonders, wenn dies schnell und plötzlich erfolgt. Nach allen vorliegenden Beobachtungen ist anzunehmen, daß das Prusten die Funktion eines Lock- und Beschwichtigungslautes hat. Im Verband des Muttertieres mit den Jungen sind wohl beide Bedeutungen von Gewicht, während zwischen adulten Tieren die Beschwichtigungsfunktion vorherrschen dürfte.

Die Intensität des Prustens ist gering bis sehr gering, trotzdem ist der interne rhythmische Intensitätswechsel in seinem Verlauf meist gut zu hören. Die Zahl der Einzellautstöße beträgt 3—7, in der Mehrzahl der Laute sind es 4 oder 5. Die einzelnen Lautimpulse sind im Lautspektrogramm teilweise nicht deutlich voneinander abgesetzt, dadurch ist die Dauer der Phasen des Intensitätsabfalls zwischen den Einzellautstößen nicht meßbar. Diese selbst sind im Beginn des Lautes um 0,1 sec lang und können zu seinem Ende hin bis 0,15 sec werden; die Impulse der zweiten Lauthälfte sind die relativ intensiveren. In einigen aufgezeichneten Lauten ist im basalen Bereich unter 1 kHz pro höherfrequentem Puls je ein zeitlich geringfügig vorversetzter weiterer Puls geringerer Intensität ausgebildet. Anhand des vorliegenden Materials und der Beobachtungen ist nicht zu entscheiden, ob alle Individuen Prustlaute mit und ohne basale Pulse ausbilden können oder ob erstere nur bei einzelnen Tieren auftreten.

Bei einem weiblichen Tier ist in mehreren Prustlauten der letzte Einzellautstoß durch einen deutlichen Intensitätsabfall nahezu völlig von den vorhergehenden losgelöst und folgt auf den vorhergehenden in einem erheblich weiteren Abstand als sonst innerhalb des Lautes zwischen den einzelnen Pulsen (s. Abb. 102). In einigen Prustlauten mit weitgehend abgelöstem letzten Puls ist auch schon die Abfolge von 2 oder 3 vor ihm liegenden Pulsen etwas gedehnt. Die Dauer des Prustens beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4—0,8 sec. Zwar äußern vor allen Dingen Weibchen mit Jungtieren diesen Laut manchmal auch homotyp gereiht — vorwiegend jedoch heterotyp mit Mauzern oder/und intensiveren Rufformen —, dabei bestehen aber zwischen den Einzellauten keine regelmäßigen Abstände.

Dieses Lautelement des Jaguars umfaßt Frequenzanteile von 0,2 — über 7 kHz, die ziemlich gleichmäßig auch im höheren Bereich verteilt sind, im unteren ist ihre Ausbildung in den Lauten mit nur schwachen oder ohne basale Pulse diskontinuierlich. Größere Amplitude erreichen Frequenzen zwischen 1,5—4,5 kHz, bei deutlicher Ausbildung basaler Pulse auch die unterhalb 1 kHz. Die Lage der intensivsten Anteile schwankt auch bei demselben Individuum im Bereich zwischen 2—4 kHz in einem oberen Puls der zweiten Lauthälfte, sie finden sich dort in Formen mit und

ohne basale Pulse. Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung des Prustens nicht regelmäßig auf, in allen Lauten ist aber um 1,2 kHz ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen ausgebildet. Die Änderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Verlauf dieser Lautform ergibt sich aus dem rhythmischen internen Intensitätswechsel, die Phasen geringerer Amplitude zwischen den Einzelpulsen sind in ihren Anteilen etwas reduziert. In den Formen mit abgesetztem letzten Puls ist in dieser Phase wahrscheinlich kaum Lauterzeugung vorhanden. Im Beginn des Lautes setzen alle Frequenzanteile nahezu simultan ein und brechen am Lautende wohl ebenso wieder ab, dieses Merkmal ist jedoch durch den Halleffekt verdeckt. Die Frequenzverteilung im Prusten des Jaguars ist rein geräuschhaft spektral.

#### 2.5.8 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Beide Geschlechter äußern spezifische Lautformen im Verlauf der Kopula, die Beobachtungen hierzu lassen aber im Augenblick bei den Weibchen noch keine genaue Aussage zu. Wahrscheinlich äußern sie im gesamten Verlauf der Paarung ein (in-) und exspiratives weiches Grollen, das gegen Ende der Kopula zunehmenden Staccato-Charakter annimmt und beim Herumwerfen gegen das Männchen ganz in Lautformen wie Fauchen u. ä. umschlagen kann. Die Lautäußerung der Kater setzt wohl mit dem Moment der vollständigen Immissio Penis ein und endet mit dem Abspringen vom Weibchen. Sie ist ein unterschiedlich gedehnter Mauzlaut wechselnder Lautstärke, der meist gurgelnd und etwas abgehackt artikuliert klingt; bisweilen ist er auch in Einzellaute aufgelöst.

### 2.6 Leopard *(Panthera pardus)*

Es sind im wesentlichen die schon mehrfach erwähnten Untersuchungen, die auch zur Lautgebung des Leoparden Angaben enthalten (HEMMER 1966, LEYHAUSEN 1950, RESCHKE 1960, 1966, SCHALLER 1972, TEMBROCK 1962, 1965, 1970, ULMER 1966). Neben den nicht mit in diese Untersuchung einbezogenen Lautelementen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens sind als weitere Lautformen das Mauzen, das Brüllen und eine gegliederte Rufreihe aus zwei verschiedenen Einzelrufformen, häufig als Sägereihe, „rasping“, bezeichnet, beschrieben. Diese Lautgebungselemente ließen sich im Verlauf der eigenen Beobachtungen bestätigen. HEMMER (1966) erwähnt Prusten und RESCHKE (1960) Klopfen als Lautäußerung des Leoparden, beide sind in der Besprechung der einzelnen Lautformen dieser Art anschließend anders eingeordnet; dabei gehe ich auch auf die Beobachtungen und Deutungen dieser beiden Autoren ein. Bei erheblichen individuellen Unterschieden in der Lautgebungsaktivität sind Leoparden allgemein wenig ruffreudig. Ziemlich regelmäßig sind Lautäußerungen von Junge führenden und rolligen Weibchen zu vernehmen, bei letzteren allerdings nur, wenn während der Hitzeperiode kein Männchen anwesend ist. Ebenso ist die Paarung in beiden Geschlechtern von spezifischen Lautformen begleitet.

#### 2.6.1 Mauzen (s. Abb. 105—108)

Mauzer sind Lautäußerungen durchweg geringer Intensität und sehr unterschiedlicher Klangartigkeit und Tonhöhe, dabei mit variablem internen Tonhöhenwechsel. Die meisten Mauzer sind kurze Laute, die Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Lautelement der Hauskatze ist besonders in den hellklingenden Formen angesichts

der Körpergröße des Leoparden verblüffend. Mauzlaute in ihrer großen Vielfalt sind die relativ häufigste Lautäußerung des Leoparden, insgesamt treten aber auch sie wegen der geringen Lautgebungsaktivität dieser Art nicht oft auf. Bisweilen äußern die Tiere Mauzer spontan, am ehesten Junge führende Weibchen. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Mauzer ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht festzustellen. Die Maulöffnung dabei ist ziemlich variabel; bei dunklen, wenig klangartigen Formen bleibt das Maul nahezu geschlossen. Bei hellen, eher tonalen Ausbildungen dieses Lautes ist das Maul meist auch kaum mehr als mittelweit geöffnet, die Oberlippe bedeckt die oberen Caninen weitgehend oder in ihrer ganzen Länge. Ziemlich sicher lassen sich Mauzlaute neben anderen Rufformen großer Intensität auslösen, wenn man die Partner eines vertrauten Paares, die Jungen vom Muttertier oder adulte, noch gemeinsam gehaltene Wurfgeschwister trennt. Meist ist es jedoch nur eines der Tiere, das ruft, und andere Artgenossen antworten kaum auf seine Lautäußerungen hin. Eine Funktion der Mauzer dürfte dennoch darin liegen, den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren, besonders wohl Weibchen mit Jungen, im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, in ihrem Zeitverlauf treten meist keine signifikanten Lautstärkenänderungen auf. Die Dauer dieser Laute beträgt zwischen 0,3—0,6 sec, sie sind also relativ kurz. Aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte Formen wurden bisher nicht beobachtet, kommen aber wahrscheinlich vor. In homotypen Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht, ebenso in heterotypen. Diese Lautform des Leoparden kann sich aus Frequenzen im Bereich von 0,2 bis 7 kHz zusammensetzen, die Anteile oberhalb 5 kHz sind aber meist nur schwach ausgebildet. Hier ist es allerdings auch möglich, daß diese aufgrund der geringen Intensität der Mauzer bei der Tonaufzeichnung nicht genügend erfaßbar sind, um sie bei der Analyse auf dem Lautspektrographen nachweisen zu können. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich von 0,5—3,4 kHz, die größten erreichen Anteile zwischen 0,4—0,9 kHz, besonders in den hellklingenden Formen sind dann aber auch noch zusätzlich Anteile bis hinauf zu 3 kHz kaum weniger intensiv. Die große Empfindlichkeit des menschlichen Ohres im Bereich oberhalb 1 kHz führt dazu, daß die Mauzlaute des Leoparden aufgrund ihrer unterschiedlichen relativen Intensitätsverteilung in diesen Frequenzen unserem Höreindruck so vielfältig erscheinen. Die Frequenzzusammensetzung ist in ihrem zeitlichen Ablauf weitgehend gleichbleibend, im Lautbeginn setzen alle am Aufbau beteiligten Frequenzen ziemlich gleichzeitig ein. Am Rufende sind diejenigen unterhalb 1 kHz bisweilen etwas gedehnt, alle höheren Anteile brechen aber auch fast simultan ab. Regelmäßige Lücken treten im Frequenzaufbau der Mauzer des Leoparden nicht auf, eventuelle Unterschiede in der Zusammensetzung der einzelnen Formen in Abhängigkeit von ihrer Tonhöhe müssen an weiterem Material geklärt werden. Die Frequenzverteilung ist unterschiedlich; neben nahezu rein klangartigen Ausbildungen des Mauzens kommen auch Formen überwiegend spektraler Zusammensetzung vor. In den hellen Formen (s. Abb. 105, 106) sind nur wenige Formanten am Rufaufbau beteiligt, in den tiefen (s. Abb. 107, 108) wesentlich mehr. Der Formantverlauf entspricht einem Bogen geringer Überhöhung, der zum Rufende hin in einem kurzen, fast geradlinigen Schenkel auslaufen kann. In den hellklingenden Mauzern weist der Rufbeginn in jeder Formante einen zusätzlichen kleinen Aufwärtsbogen auf. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist variabel, durchweg jedoch gering. Die höchsten Anteile

innerhalb einer Formante finden sich durchweg um die Lautmitte, die tiefsten vornehmlich am Lautende, seltener auch noch am Beginn des Mauzers. Der Tonhöhenwechsel zwischen diesen Stellen beträgt höchstens 5:4, ist meist aber wohl noch geringer. Die Basalformante ist mit überwiegend hoher Amplitude in unterschiedlicher Lage zwischen 0,2—0,7 kHz ausgebildet, teilweise ist sie auch spektral verwischt. Mit zunehmender Tonhöhe der Mauzer verlagert sich die Basalformante in den oberen Teil dieses Bereiches. Unterhalb der basalen Formante können noch Frequenzanteile geringerer Intensität und spektraler Verteilung vorhanden sein. Häufig sind innerhalb eines Lautes in unterschiedlicher Weise Nebenformanten geringer relativer Intensität ausgebildet, so daß sich dann ein variabler Formantquotient ergibt; fehlen Nebenformanten, so lautet er 1:2:3:4: . . . Die hellklingenden Mauzformen bestehen oft nur aus wenigen Formanten.

2.6.2 Hauptruf (s. Abb. 109—111)

Der Hauptruf stellt einen zu großer Lautstärke gesteigerten Mauzer dar, dessen ursprünglicher Lautcharakter sich dadurch allerdings erheblich verändern kann. Deutlich ist meist ein Tonhöhenabfall von der ersten zur zweiten Lauthälfte ausgebildet. Insgesamt sind die Hauptrufe von sehr unterschiedlicher Tonhöhe und Klangartigkeit, sie sind vorwiegend recht kurz. Intensive Lautäußerungen der Leoparden sind ziemlich selten zu hören, so auch Hauptrufe. Am ehesten beobachtet man sie noch bei Junge führenden Weibchen. Die Körperhaltung bei der Artikulation dieser Lautform ist nicht fixiert, die Tiere rufen auch im Gehen, jedoch kaum im Liegen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar. Die Maulöffnung während des Rufens ist variabel, in der ersten Lauthälfte aber immer weiter als in der zweiten. In hellklingenden, intensiven Hauptrufen sind im Rufbeginn die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar. Auslösen lassen sich diese Rufe, wenn man vertraute Tiere voneinander trennt oder ein Muttertier von seinem/n Jungen. Die Tiere äußern dann neben Hauptrufen noch weitere intensive Rufformen und auch das Mauzen. Eine Funktion des Hauptrufs ist damit wahrscheinlich die eines Kommunikationsmittels über größere Distanz, das den Zusammenhalt einer Gruppe von Individuen ermöglicht. Es wurde allerdings nie beobachtet, daß Leoparden auf die Hauptrufe eines vertrauten Artgenossen in signifikanter Weise mit der gleichen Lautäußerung antworteten.

Diese Rufform ist vornehmlich von mittlerer bis hoher Intensität, sie bildet mit den leiseren Mauzern ein Lautkontinuum mit fließendem Übergang. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Ablauf des Rufes ist weitgehend gleichmäßig. Er ist ein relativ kurzes Lautelement mit einer Dauer zwischen 0,4—1,1 sec, aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen wurden bisher nicht beobachtet. In homotypen und heterotypen Lautfolgen sind Hauptrufe arhythmisch gereiht.

Sie setzen sich aus Frequenzanteilen im Bereich zwischen 0,2—7 kHz zusammen, die meisten enthalten jedoch nur vereinzelt Anteile oberhalb 5 kHz, auch die hellklingenden Formen. In allen Rufen erreichen die Frequenzen zwischen 0,4—3 kHz große Amplitude, dabei liegt das Hauptgewicht immer unterhalb 1 kHz. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung findet sich durchweg um 0,7 kHz.

Die vorliegenden Hauptrufe weisen keine durchgehenden Lücken in ihrem Ablauf auf, teilweise zeigen jedoch die Anteile um 1,5 kHz einen deutlichen Intensitätsabfall gegenüber den benachbarten. Im zeitlichen Verlauf ist die Frequenzzusammen-

setzung der Hauptrufe ziemlich gleichbleibend, meist setzen die Frequenzen im Beginn des Lautes über den ganzen Bereich fast simultan ein, im Ende sind die Anteile unter 1 kHz etwas gedehnt. Dieses Merkmal ist jedoch in den Lautspektrogrammen durch den Halleffekt verstärkt. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend spektral und läßt nur im intensiven Basalbereich teilweise noch einzelne Formanten in ihrem Verlauf erkennen, auch diese sind breit spektral verwischt. Damit sind weitere Auswertungen zum Formantaufbau nicht exakt möglich. Der deutlich hörbare Tonhöhenunterschied im Verlauf der Hauptrufe kommt mit dadurch zustande, daß im Beginn basale Anteile von relativ geringerer Amplitude als in der zweiten Lauthälfte sind.

2.6.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 112, 113, 118)

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine halblaute bis laute Rufform mit deutlichem Unterschied zwischen einer hellerklingenden ersten Hälfte und einem tieferklingenden, rauh geräuschhaften zweiten Teil, in dem meist ein rhythmischer Intensitätswechsel wahrnehmbar ist. Diese Rufe sind durchweg kurz und von unterschiedlicher Tonhöhe und Geräuschhaftigkeit. Sie sind von Männchen und Weibchen ziemlich selten zu hören. Manchmal sind einige in Lautfolgen, meist zusammen mit Mauzern und Hauptrufen, unregelmäßig und arhythmisch gereiht. Selten ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement auch als einleitendes Element strukturell in die gegliederte Rufreihe des Leoparden integriert.

Die Tiere äußern diese Rufform vorzugsweise im Stehen, seltener in Bewegung oder im Sitzen, liegende Leoparden rufen kaum intensive Lautformen. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich sichtbar in den lauteren Rufen, die Maulöffnung dabei ist variabel, im ersten Rufteil aber immer weiter als in der tieferklingenden, eher geräuschhaften zweiten Lauthälfte. Die Oberlippe ist wohl auch in den relativ hellen und intensiven Rufen im Beginn des Lautes nicht so weit hochgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind.

Hauptrufe mit Nachstoßelement lassen sich mit einiger Sicherheit auslösen — oft treten sie dann zusammen mit Mauzern, Hauptrufen oder auch der strukturierten Rufreihe auf —, wenn man miteinander vertraute Tiere trennt oder Weibchen für einige Zeit von ihren Jungen absperrt. Manche Tiere rufen bisweilen auch wenige dieser Laute spontan. Der Hauptruf mit Nachstoßelement dürfte wohl die Funktion haben, den Zusammenhalt zwischen einer Gruppe von Tieren über größere Distanz hin aufrechtzuerhalten. Eine funktionale Trennung von dem ebenfalls intensiven Hauptruf ist sicher nicht gegeben.

Hauptrufe mit Nachstoßelement sind durchweg von mittlerer bis großer Lautstärke, leise Rufe können allerdings bisweilen auch Ansätze zur Ausbildung eines Nachstoßelements zeigen. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Rufverlauf ist insgesamt ziemlich gleichmäßig, die zweite Lauthälfte, das Nachstoßelement, weist jedoch einen internen rhythmischen Intensitätswechsel auf. Dieser ist strukturell im Lautspektrogramm andeutungsweise sichtbar (s. Abb. 113) und wird bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich. Diese Rufform ist relativ kurz, im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,5—0,9 sec; nach den bisherigen Beobachtungen sind weder die erste Rufhälfte noch das Nachstoßelement stärker dehnbar. In den homotypen Lautfolgen und in heterotypen zusammen mit anderen Rufformen sind zwischen den Einzelrufen keine regelmäßigen Abstände ausgebildet. Ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement das einleitende Element der geglieder-

ten Rufreihe des Leoparden und damit strukturell in diese integriert, so wird er nicht wiederholt, sondern die Rufreihe setzt sich anschließend aus anderen Rufformen zusammen.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement kann Frequenzanteile zwischen 0,15 bis 7 kHz enthalten, die oberhalb 5 kHz sind aber nur schwach ausgebildet. Große Amplitude haben die Anteile zwischen 0,5 — 4 kHz mit einem Übergewicht derjenigen unterhalb 2 kHz, die größte Intensität erreichen die Frequenzen um 0,6 kHz, kaum weniger intensive finden sich um 1,5 kHz, manchmal auch noch höher. Vorherrschend ist das Intensitätsmaximum im Übergang zwischen der ersten Rufhälfte und der zweiten, dem Nachstoßelement, ausgebildet. In der Frequenzzusammensetzung dieser Lautform des Leoparden lassen sich keine regelmäßigen Lücken feststellen, ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf zeigt einen größeren Anteil hoher Frequenzen im Nachstoßelement gegenüber der hellerklingenden ersten Lauthälfte. Die Frequenzverteilung im Hauptruf mit Nachstoßelement ist überwiegend bis nahezu rein geräuschhaft spektral, läßt jedoch meist erkennen, daß der Anfangsteil noch eher andeutungsweise einen Formantaufbau besitzt als das Nachstoßelement. Der Formantverlauf zeigt eine Bogenform, deren nahezu waagerecht auslaufender Schenkel im Nachstoßelement breit spektral überlagert ist. Die einzelnen Formanten durchlaufen einen deutlichen Tonhöhenwechsel, der auch gut hörbar ist; er beträgt zwischen ihren höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten am Lautende — der Beginn liegt meist etwas höher — bis zu 2:1, in der Mehrzahl der Rufe jedoch weniger. Dieser Tonhöhenunterschied im Rufverlauf wird noch dadurch im Höreindruck verstärkt, daß die erste Rufhälfte reichhaltiger an relativ intensiven Obertönen bis ungefähr 3 kHz als das Nachstoßelement ist. Es sind überwiegend nur wenige Formanten ausgebildet — im Bereich unterhalb 2 kHz 3. Die Basalformante ist von großer Intensität und liegt zwischen 0,25 bis 0,6 kHz mit wenig variabler Frequenzzusammensetzung, darunter sind noch weniger intensive Anteile spektraler Verteilung vorhanden. Der Formantquotient der drei Formanten hoher Amplitude beträgt 1:2:3.

### 2.6.4 Nachstoßer (s. Abb. 113—119)

Diese Rufform bildet zusammen mit einer weiteren das wesentliche Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leoparden. Der Nachstoßer ist ein kurzer, rauh geräuschhafter Laut und ähnelt vom Höreindruck dem Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement. Ein interner rhythmischer Intensitätswechsel im Verlauf dieser Lautform ist deutlich zu hören. Meist sind Nachstoßer im Zusammenhang der gegliederten Rufreihe dieser Art ausgebildet, seltener auch einzeln oder zu wenigen in arhythmischer Folge im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement oder Hauptruf. In Anbetracht der relativ geringen Lautgebungsaktivität des Leoparden sind sie nicht häufig. Als Elemente der Rufreihe sind sie jedoch regelmäßig bei rolligen Weibchen zu beobachten, wenn diese während der Hitzeperiode ohne Männchen sind. Die Tiere rufen die schwachen Nachstoßer außerhalb des Zusammenhangs der Rufreihe in beliebiger Körperhaltung, auch in der Bewegung, allerdings kaum im Liegen, während der Rufreihenartikulation ist die Körperhaltung dagegen weitgehend fixiert. Die Tiere erzeugen die Nachstoßer dann überwiegend im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, der Hals ist gestreckt und der Kopf leicht gesenkt. Die Nachstoßer werden exspirativ gebildet, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung im Zusammenhang der Rufreihe ist deut-

lich sichtbar. Das Maul ist dabei nur gering geöffnet, die oberen Caninen sind durch die Oberlippen bedeckt. Auslösung und Funktion der Nachstoßer sind in ihrer Ausprägung im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe zu sehen und werden dort besprochen.

Die Nachstoßer im vollrhythmischen Teil der Rufreihe sind von mittlerer bis großer Intensität, in ihrem Anfang und am Ende kommen auch leise Formen vor. Die einzelnen Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf oder Hauptruf mit Nachstoßelement sind vorwiegend von geringer Intensität. Beide Ausbildungen dieses Lautes sind in der folgenden Auswertung getrennt aufgeführt, soweit sie sich in dem jeweiligen Merkmal unterscheiden.

In den separaten Nachstoßern ist der interne rhythmische Intensitätswechsel auch im Lautspektrogramm deutlich ausgebildet (s. Abb. 116, 118), die Zahl der Einzellautstöße beträgt je nach Dehnung zwischen ungefähr 10—25. Diese sind um 0,02 sec lang, die Phasen des Intensitätsabfalls dauern am Lautbeginn ca. 0,01 sec, am Ende um 0,02 sec. Das gleiche Merkmal ist in den intensiven Nachstoßern in der Rufreihe oft nur angedeutet (s. Abb. 115), ist jedoch gut zu hören und wird bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr auffällig. Hier beträgt die Anzahl der Einzellautstöße ca. 10—12. Die Länge der Nachstoßer ist im vollrhythmischen Abschnitt der Rufreihe weitgehend konstant; gedehnte Formen können am Ende der Rufreihe auftreten, separate Nachstoßer sind häufiger ebenfalls gedehnt (s. Abb. 118). Diese dauern dann bis zu 0,9 sec mit auch größeren Abständen der Einzellautstöße, die Nachstoßer innerhalb einer Rufreihe dauern zwischen 0,3 bis 0,4 sec. Im vollrhythmischen Teil der Rufreihe folgen die Nachstoßer in regelmäßigen Abständen aufeinander, innerhalb von 2 sec 2—3 Rufe, höchstens 4, die Pausen zwischen den Lauten sind dabei zwischen 0,3—0,5 sec lang. Hierbei bleibt jedoch zu bedenken, daß normalerweise zwischen jeweils zwei Nachstoßern innerhalb der Rufreihe noch eine weitere Rufform ausgebildet ist. Am Aufbau der intensiven Nachstoßer innerhalb der strukturierten Ruffolge sind Frequenzen im Bereich von 0,15 — über 7 kHz beteiligt, die Anteile oberhalb 4 kHz dabei teilweise nur schwach. Frequenzen großer Amplitude finden sich im wesentlichen unterhalb 4 kHz, in einigen Rufen allerdings auch bis 6 kHz. Die höchste Intensität erreichen die Frequenzen unterhalb 1 kHz, hier aber in wechselnder Lage bei 0,25 oder 0,85 kHz, kaum weniger intensiv sind Anteile zwischen 2 und 3 kHz. In den einzelnen Nachstoßern im Anschluß an einen Hauptruf oder Hauptruf mit Nachstoßelement lassen sich — im oberen Bereich in der Analyse durch ihre relativ geringe Intensität beeinträchtigt — Frequenzanteile zwischen 0,15 bis etwa 6 kHz nachweisen, die großer Amplitude finden sich unterhalb 3 kHz, im wesentlichen unterhalb 1 kHz, wo das Intensitätsmaximum meist im Bereich unter 0,5 kHz liegt. In beiden Ausbildungsformen des Nachstoßers besteht um 1,4 kHz eine weitgehende Lücke in der Frequenzzusammensetzung, in ihrem zeitlichen Verlauf ist ihr Frequenzaufbau ziemlich gleichbleibend mit fast simultanem Einsetzen aller Anteile im Beginn des Lautes und ebensolchem Abbrechen an seinem Ende. In den intensiven Nachstoßern im Zusammenhang der strukturierten Rufreihen ist die Frequenzverteilung ganz überwiegend spektral, in manchen ist basal der Bogenverlauf einzelner Formanten noch zu erkennen, diese sind aber auch spektral breit verwischt. Aus diesem Grund ist auch der geringe Tonhöhenunterschied in ihrem Verlauf nicht meßbar. Die Basalformante ist von großer Amplitude und im Bereich zwischen 0,2—0,35 kHz mit variabler Zusammensetzung ausgebildet, darunter sind noch weniger intensive Fre-

quenzen spektraler Verteilung vorhanden. Unterhalb von 1 kHz sind meist nur 2 Formanten in ihrem Verlauf zu erkennen, der Formantquotient beträgt 1:2. Die einzelnen Nachstoßer außerhalb einer Rufreihe sind rein spektral in ihrer Frequenzverteilung.

2.6.5 Vorstoßer (s. Abb. 114, 115, 117)

Diese meist wenig intensive Rufform stellt neben den vorher behandelten Nachstoßern das zweite Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leoparden dar. Vorstoßer sind kurze Laute rauh geräuschhaften Charakters, sie werden inspirativ erzeugt. Ein rhythmischer interner Intensitätswechsel in ihrem Verlauf ist in den relativ intensiveren Formen deutlich zu hören. In der gegliederten Ruffolge des Leoparden entsteht der Höreindruck, daß die Tiere vor der Artikulation der lautstärkeren Nachstoßer lauthaft im Vorstoßer einatmen. Diese Rufform wurde bisher nur im Zusammenhang der Rufreihe beobachtet, besonders an ihrem Beginn und gegen ihr Ende kann sie häufig auch fehlen. Zudem zeigen die einzelnen Individuen einen recht unterschiedlichen Grad der Ausbildung dieses Lautelements in ihren Rufreihen. Da die Tiere diese nicht oft äußern, treten damit auch die Vorstoßer nur bisweilen auf. Regelmäßig hört man sie nur von rolligen Weibchen, wenn diese während der Hitzeperiode ohne Männchen gehalten werden. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Vorstoßer entspricht der vorherrschenden während der Rufreihe — die Tiere rufen meist im Stehen mit den Vorder- und Hinterbeinen jeweils zusammen, gestrecktem Hals und leicht gesenktem Kopf, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich. Hier ist natürlich nicht zwischen dem Anteil der Entspannung der Muskulatur zwischen den exspirativen Nachstoßern und dem Anteil der aktiven Muskelarbeit zur Artikulation der inspirativen Vorstoßer zu trennen. Die Maulöffnung verändert sich während des Vorstoßers gegenüber der bei den Nachstoßern nur wenig. Das Maul ist noch etwas mehr geschlossen, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen in ihrer vollen Länge. Auslösung und Funktion der Vorstoßer sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der strukturierten Rufreihe des Leoparden zu sehen und werden dort behandelt.

Die Intensität der Vorstoßer ist gering bis mittel und schwankt im Verlauf der Rufreihe. Der rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf des Lautes ist meist im Lautspektrogramm in den relativ lauteren Formen deutlich (s. Abb. 115). Die ausgewerteten Laute setzen sich aus zwischen 3 bis über 10 Einzellautstößen von 0,015 bis 0,02 sec Dauer zusammen, die letzten Impulse vor dem anschließenden Nachstoßer sind die intensivsten. Die dazwischenliegenden Phasen geringerer Amplitude sind zwischen 0,02—0,03 sec lang. Die Dauer der Vorstoßer schwankt mit ihrer unterschiedlichen Intensität im Verlauf der Rufreihe und bei den einzelnen Individuen zwischen 0,08 und 0,5 sec. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß die schwachen Formen aus aufnahmetechnischen Gründen nicht voll erfaßbar sind. Im vollrhythmischen Teil der Rufreihe werden die Vorstoßer in regelmäßigen Abständen wiederholt, innerhalb von 2 sec rufen die Tiere 2—3, höchstens 4, dieser Rufe; die Pausen zwischen den einzelnen Lauten betragen 0,4—0,5 sec, innerhalb dieses Zeitraums ist je ein Nachstoßer ausgebildet, beide Rufformen alternieren in rhythmischer Abfolge. Der Frequenzbereich der Vorstoßer kann Anteile von 0,15 bis über 7 kHz umfassen. Aus den angeführten Zusammenhängen bei der Aufzeichnung leiser Lautelemente in einer Folge wesentlich intensiverer sind im Lautspektrogramm meist nur Frequenzanteile unterhalb 3 kHz nachweisbar, oft noch mehr auf den basalen

Bereich beschränkt. Große Amplitude haben die Anteile unterhalb 1 kHz, hier erreichen die Vorstoßer auch um 0,25 und kaum schwächer um 0,85 kHz ihr Intensitätsmaximum. Eine regelmäßige Lücke in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform findet sich um 1,4 kHz, im Rufverlauf ist der Frequenzaufbau nahezu gleichbleibend mit fast simultanem Einsetzen der Anteile im Beginn des Lautes und ähnlichem Abbrechen an seinem Ende. Die Frequenzverteilung im Vorstoßer ist überwiegend geräuschhaft spektral, läßt jedoch teilweise im basalen Bereich wenige Formanten mit flachem Bogenverlauf erkennen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist nicht meßbar gering, alle Formanten sind zudem breit spektral verwischt. Die Basalformante ist um 0,25 kHz ausgebildet und hat die relativ höchste Amplitude, meist ist nur noch eine weitere vorhanden, der Formantquotient beträgt 1:2. Unterhalb der Basalformante sind noch weitere Anteile geringerer Intensität und spektraler Verteilung vorhanden.

2.6.6 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 114, 115, 117, 119, 123—125)

Auch die Rufreihe des Leoparden wird häufig als Sägereihe bezeichnet, auf den entscheidenden Unterschied im Höreindruck und Aufbau zu der mit dem gleichen Terminus bedachten Rufreihe des Jaguars weist Reschke (1960) hin. Der Leopard erzeugt innerhalb seiner Rufreihe meist während der Ein- und Ausatmungsphase je einen Laut, so daß sie klanglich an eine durch Holz hin und her gezogene Säge erinnert. Beim Jaguar dagegen entsteht der Eindruck einer nur in einer Richtung durch Holz geführten Säge, denn dieser erzeugt normalerweise nur in der Ausatmungsphase einen Laut. Die Rufreihe des Leoparden enthält nicht viele Einzelrufe und ist relativ kurz, ihr Rhythmus erscheint wegen der Lautgebung in beiden Phasen der Atmung schnell, ihr Klang ist entsprechend dem Lautcharakter der sie zusammensetzenden Rufformen rauh geräuschhaft. Sie baut sich im wesentlichen aus den inspirativen Vor- und den exspirativen Nachstoßern in alternierender Abfolge auf, je ein Vor- und Nachstoßer bilden eine „Lauteinheit". Bisweilen ist als einleitender Ruf ein Hauptruf mit Nachstoßelement strukturell in die Rufreihe integriert. Die Rufreihe stellt ein zusammenhängendes Lautgebilde („Gestalt") dar, das bei aller Variation durch seinen arttypischen Aufbau hinsichtlich der beteiligten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausendauern in seinem Ablauf gekennzeichnet ist. Die strukturierte Rufreihe des Leoparden ist eine einstrophige heterotype Langfolge (Tembrock 1960 b). Vor einer Rufreihe artikulieren die Tiere manchmal Mauzer, Hauptrufe, Hauptrufe mit Nachstoßelement und selten auch separate Nachstoßer in arhythmischer Folge. Diese Rufe sind strukturell nicht in die Rufreihe integriert, und die Lautfolgen haben ebenfalls keinen regelmäßigen Aufbau.

Innerhalb der gegliederten Rufreihe können als wesentliche Bauelemente die Vor- und Nachstoßer und als einleitender Ruf der Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet sein, letztere fehlen jedoch häufig. Auch die Vorstoßer können am Anfang und Ende der Rufreihe fehlen, so daß sie sich in diesen Abschnitten dann nur aus Nachstoßern zusammensetzt. Selten fehlen auch im vollrhythmischen Teil der Rufreihe einzelne Vorstoßer. Kurze Rufreihen geringer Intensität können nur aus Nachstoßern bestehen. Die Anzahl der Einzelrufe in einer Rufreihe ist variabel, nach den bisher vorliegenden Beobachtungen ist es andererseits aber wahrscheinlich, daß für dasselbe Individuum diese Anzahl in seinen intensiven Rufreihen recht konstant ist. Dies bedeutet nicht, daß nicht alle Tiere bisweilen Rufreihen ganz abwei-

chender Zusammensetzung rufen können. Voll ausgebildete Rufreihen bestehen aus ca. 15—40 Rufen, wenn man Vor- und Nachstoßer als separate Einzellaute betrachtet, wertet man sie als zusammenhängende Lauteinheit, so bedeutet dies ungefähr 9—20 Rufe pro Rufreihe, dabei ist zu berücksichtigen, daß bisweilen einzelne Vorstoßer fehlen. Nach dem vorliegenden Tonbandmaterial setzt sich die Rufreihe des Leoparden durchschnittlich aus 12—17 dieser Lauteinheiten zusammen, also aus relativ wenig Lauten bei geringer Varianz. Allgemein sind Leoparden wenig ruffreudig, und die Rufreihe ist in beiden Geschlechtern nicht häufig zu vernehmen, die Männchen rufen sie aber wohl eher bisweilen spontan. Weibchen äußern die Rufreihe regelmäßig und häufig, wenn sie rollig sind und kein Kater anwesend ist. Die Körperhaltung während der Artikulation der strukturierten Rufreihe ist ziemlich weitgehend fixiert, besonders in ihrem intensiven vollrhythmischen Teil. Die Tiere rufen im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, der Hals ist gestreckt, bei leicht nach unten gesenktem Kopf. Im Beginn und Ende der Rufreihe können die Tiere auch in Bewegung sein. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung in der Rufreihe ist deutlich mit Ein- und Ausatmungsphase während der Vor- bzw. Nachstoßerartikulation. Das Maul ist während der Rufserie nahezu unverändert nur mittelweit geöffnet, die Oberlippe bedeckt meist die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge. Ist als einleitender Ruf der Rufreihe ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet, so ist in dessen erster Lauthälfte das Maul weiter geöffnet, jedoch kaum so weit, daß die oberen Caninen voll sichtbar sind. Die Auslösung der Rufreihenartikulation bei rolligen weiblichen Tieren in Abwesenheit eines Männchens ist eindeutig, denn sowie im Verlauf der Hitzeperiode ein Kater mit dem Weibchen zusammengelassen wird, ruft dieses nicht mehr. Weibchen, die während der gesamten Dauer des Östrus mit einem Männchen zusammen sind, rufen nach den bisherigen Beobachtungen während dieser Zeit gar nicht. In keinem Fall antworteten Artgenossen auf die Rufreihe eines Leoparden mit der gleichen Lautäußerung in signifikanter Weise. Trennt man die Partner eines vertrauten Paares oder einer Gruppe voneinander, so beginnt häufig eines der Tiere zu rufen und hört damit wieder auf, sobald es wieder mit dem(n) anderen zusammen ist. Die Funktion der Rufreihe dürfte wohl darin liegen, den Zusammenhalt zwischen miteinander vertrauten Tieren über größere Distanz zu gewährleisten und durch Lokalisation des rufenden Tieres dessen Auffinden zu ermöglichen, wie im Falle der rolligen Weibchen. Ebenso ist es möglich, daß sich Tiere, die ihren Standort mit dieser lautstarken Rufreihe kundtun, ausweichen, was durch die Beobachtungen von Eisenberg and Lockhart (1972, zit. n. Ewer 1973) zum Territorialverhalten des Leoparden wahrscheinlich ist.

Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die strukturierte Rufreihe von ziemlich gleichbleibender mittlerer bis hoher Intensität, trotz teilweiser, individuell verschiedener Schwankungen der Lautstärke in ihrem Verlauf. Die Intensität der Vor- und Nachstoßer ist zu trennen, letztere sind die intensiveren Rufe und bestimmen damit die Lautstärke der Rufreihe. Die Vorstoßer haben häufig eine wesentlich geringere Amplitude oder fehlen stellenweise sogar ganz. Die einzelnen Individuen weisen deutliche Unterschiede im Intensitätsverhältnis dieser beiden Rufformen in ihren Rufreihen auf. Der manchmal als einleitender Ruf ausgebildete Hauptruf mit Nachstoßelement ist von mittlerer bis großer Lautstärke, darauf folgen ein oder wenige Nachstoßer meist geringer Amplitude, Vorstoßer fehlen dort häufig; ebenso ist der vorherrschende Intensitätsverlauf auch im Beginn von Rufreihen ohne

Hauptruf mit Nachstoßelement als einleitendem Ruf. Danach erreichen die Nachstoßer schnell relativ hohe Amplitude, die im weiteren rhythmischen Verlauf ziemlich gleich bleibt, erst die letzten Rufe fallen in ihrer Lautstärke wieder ab. Hier löst sich der Rhythmus der Rufreihe auf, und die Vorstoßer sind dort wieder von geringer Amplitude oder nicht ausgebildet. Im Mittelabschnitt der Rufreihe sind die Vorstoßer meist von ungefähr konstanter geringer bis mittlerer Intensität, sie kann aber auch hier noch variieren. Insgesamt scheint die absolute und damit auch relative Intensität der Vorstoßer im Vergleich mit dem jeweils dazugehörigen Nachstoßer bis kurz vor Ende der Rufreihe anzusteigen. Nach dem bisher gesammelten Tonbandmaterial erscheint es möglich, daß neben der wohl individualtypischen relativen Ausbildung der Vorstoßer auch ihre Intensitätsveränderung im Verlauf der strukturierten Rufreihe für ein Individuum kennzeichnend ist. Diese Zusammenhänge müssen jedoch anhand weiteren Materials noch überprüft werden. Die Länge der Rufreihen zeigt angesichts der Varianz der Anzahl der sie zusammensetzenden Rufelemente eine Schwankungsbreite von 7—18 sec, die Mehrzahl der aufgezeichneten Rufreihen ist nicht länger als 13 sec. Bestimmend für die Rufreihendauer ist neben der Anzahl der Einzelrufe die Geschwindigkeit ihrer Abfolge, der Rufreihenrhythmus, sowie wohl auch der Grad der Vorstoßerausbildung — alle Merkmale in wahrscheinlich individualkennzeichnender Ausprägung. So bestehen die intensiven Rufreihen eines Weibchens V durchschnittlich aus 17 Lauteinheiten (Vor- und Nachstoßer als ein Laut zusammengefaßt) und dauern bei schwacher Vorstoßerausbildung im Mittel 11,4 sec; die Rufreihen eines Männchens mit deutlicher Ausbildung der Vorstoßer umfassen durchschnittlich 16 Lauteinheiten und haben eine mittlere Dauer von 13,8 sec. Ein weiteres Weibchen Su mit deutlichen Vorstoßern bildet in ihren Rufreihen im Mittel 11 Lauteinheiten aus, diese Reihen sind durchschnittlich 9,6 sec lang. Von unterschiedlichen individualtypischen Anzahlen von Einzelrufen berichten auch Eisenberg and Lockhart (1972, zit. n. Ewer 1973). Die Einzelruflängen sind im Rufreihenverlauf in arttypischer Weise weitgehend gleich, für die Nachstoßer mit 0,3—0,4 sec, die Varianz ist bei einem einzelnen Individuum im vollrhythmischen Abschnitt seiner Rufreihe meist noch geringer; an ihrem Ende treten auch gedehnte Nachstoßer auf. Die Länge der Vorstoßer schwankt mit ihrer im Verlauf der Rufreihe und bei den einzelnen Individuen unterschiedlichen relativen Intensität zwischen 0,08—0,5 sec, ist aber im vollintensiven rhythmischen Teil der Rufreihe für dasselbe Individuum ziemlich konstant, je nach der relativen Ausbildung zwischen ungefähr 0,2—0,3 sec. Die Länge der Pausen zwischen den einzelnen Nachstoßern ist für dasselbe Tier im vollrhythmischen Teil der Rufreihe weitgehend konstant, aber auch intraspezifisch im vorliegenden Tonbandmaterial nur im Bereich von 0,3—0,5 sec variabel, ähnlich wie für die Pausen zwischen den Vorstoßern. Der Abstand zwischen dem inspirativen Vorstoßer und dazugehörigem exspirativen Nachstoßer ist bei voller Ausbildung sehr kurz, meist nur 0,01—0,02 sec, oft sind beide Artikulationsphasen auch ganz verschmolzen. Die Pause zwischen Nachstoßer und folgendem Vorstoßer ist wegen des unterschiedlichen Grades der relativen Ausbildung der Vorstoßer variabel, bei Tieren mit deutlicher Vorstoßerausprägung im vollrhythmischen Teil der Rufreihe jedoch meist unter 0,1 sec. Der Beginn und das Ende der Rufreihe haben eine ab- bzw. zunehmend gedehnte Abfolge der Einzelrufe. Das Rhythmusbild wird von den intensiveren Nachstoßern geprägt, erscheint jedoch bei im Verlauf der Rufreihe unterschiedlicher Ausbildung der Vorstoßer manchmal etwas unregelmäßig. Die Rufreihe des Leoparden ist also in

ihrem Rhythmus arttypisch und wahrscheinlich zusätzlich individualkennzeichnend (s. TEMBROCK 1965), indem die Rhythmusparameter eines Einzeltieres nur in einem gegenüber dem Artspielraum beschränkten Bereich variabel sind. Ein geschlechtsspezifischer Unterschied in der Rufreihenausbildung, wie ihn ULMER (1966) anführt, kann zum gegenwärtigen Stand der Untersuchung nicht bestätigt werden. Weitere Fragen im Hinblick auf vielleicht vorhandene charakteristische Unterschiede zwischen den Rufreihen einzelner Leoparden-Subspezies lassen sich nur auf der Grundlage eines sehr umfangreichen Tonbandmaterials klären, das es erlaubt, statistisch einwandfrei intraindividuelle, intersexuelle und intraspezifische Varianz (TEMBROCK 1965) gegeneinander abzugrenzen.

2.6.7 Nieslaut (s. Abb. 120—122)

Der Nieslaut ist ein sehr kurzer Laut geringer Intensität von dumpfem Klang, meist folgen einige schnell nacheinander. Er erinnert vom Höreindruck an ein Niesen, einen explosiv hervorgebrachten Luftstoß, und ist rein geräuschhaft. Wahrscheinlich bezieht sich das „puffing“, das SCHALLER (1972) in einer tabellarischen Zusammenstellung als Lautäußerung des Leoparden aufführt, ebenfalls auf dieses Lautelement. Gleiches gilt für das „Klopfen“, wie RESCHKE (1960) es beschreibt; HEMMER (1966) erwähnt das Prusten auch für den Leoparden und sieht es neben eigenen Beobachtungen durch Angaben anderer Autoren bestätigt. Auch hier dürfte es sich um den Nieslaut handeln; eine strukturell als Prusten einzuordnende Lautäußerung des Leoparden ließ sich im Verlauf dieser Untersuchung nicht bestätigen. Allgemein ist der Nieslaut selten zu beobachten, einzelne mit dem Menschen vertraute Tiere äußern ihn jedoch relativ häufig; regelmäßig kann man ihn auch von Junge führenden Weibchen vernehmen. Die Tiere erzeugen den Nieslaut in beliebiger Körperhaltung, bei der Artikulation zieht sich die Rumpfmuskulatur kurz ruckartig zusammen. Das Maul bleibt geschlossen, die Oberlippen sind ganz leicht angehoben und weichen geringfügig unterhalb des Rhinariums auseinander, auch die Nasenlöcher erweitern sich etwas. Bis jetzt ließ sich nicht überprüfen, wie weit diese Lautform des Leoparden kehlig und/oder nasal erzeugt und ausgeformt ist. Ein explosiver Luftstoß durch die Nase ist sicherlich entscheidend beteiligt, denn erkältete Tiere werfen bei der Lautartikulation oft auch Nasenschleim mit aus.

Der Nieslaut eines Leoparden löst häufig die gleiche Lautäußerung bei Artgenossen aus, manche Tiere antworten auch auf eine Imitation des Lautes durch den Beobachter, dies jedoch recht selten. Weibchen mit Jungen äußern den Nieslaut oft spontan und fast immer bei Annäherung an die Jungen. Bisweilen beobachtet man diese Lautform bei miteinander spielenden Tieren und bei Männchen in der Paarungseinleitung. Leoparden geben ziemlich regelmäßig den Nieslaut von sich, wenn man miteinander vertraute Tiere nach einiger Zeit der Trennung wieder zusammenläßt. Dieses Lautelement hat nach den bisherigen Beobachtungen die Funktion eines Lock- und Beschwichtigungslautes.

Der Nieslaut ist von geringer Intensität, fällt jedoch als kurzer, explosiv hervorgestoßener Laut im Nahbereich auf. Die einzelnen Laute sind in sich von homogener Intensitätsverteilung, sie setzen gleich mit hoher Amplitude ein und brechen abrupt wieder ab. Sind mehrere Nieslaute (meist 2 oder 3) gereiht, so ist überwiegend der letzte Einzellaut der relativ intensivste. Die Nieslaute sind mit einer Dauer zwischen 0,08—0,14 sec sehr kurz, die Mehrzahl dauert um 0,1 sec. Sie sind bisweilen zusammen mit Mauzern oder anderen Rufformen heterotyp gereiht, in diesen Laut-

folgen bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Pausen. Homotype Nieslaut-Reihen sind ebenfalls arhythmisch gereiht. Die Abstände zwischen den einzelnen Nieslauten in „Lautgruppen“ von 2 oder 3 Einzellauten (möglich wohl bis zu ca. 10) betragen 0,12—0,5 sec, durchweg sind sie wahrscheinlich kürzer als 0,3 sec. Reschke (1960) beschreibt das „Klopfen“ des Leoparden als rhythmisch gereiht. Nach den bisher vorliegenden Lautanalysen läßt sich dies nicht bestätigen.

Der Nieslaut enthält Frequenzanteile zwischen 0,2 — über 7 kHz, die ziemlich gleichmäßig über den gesamten Bereich verteilt sind. Wo in einzelnen Lauten höhere Frequenzen im Lautspektrogramm fehlen, ist dies auf aufnahmetechnische Zusammenhänge und die relative Intensität des Lautes zurückzuführen. Anteile großer Amplitude finden sich vorwiegend von 2—5 kHz, bisweilen auch noch etwas tiefer und höher. Das Intensitätsmaximum ist mit geringfügig wechselnder Lage um 3 kHz ausgebildet. Die Frequenzzusammensetzung dieser Lautform des Leoparden weist keine regelmäßigen Lücken auf und ist in ihrem zeitlichen Verlauf gleichbleibend, im Beginn setzen alle Anteile simultan ein, am Lautenede brechen sie ebenso wieder ab. Die geringe Dehnung dort in den Lautspektrogrammen ist auf den Halleffekt zurückzuführen. Nieslaute sind in ihrer Frequenzverteilung rein geräuschhaft spektral.

#### 2.6.8 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Die Weibchen äußern bei der Begattung — meist auch schon davor — ein weiches in- und exspiratives Grollen, das gegen Ende der Kopula zunehmend härteren Staccato-Charakter annimmt und beim Herumwerfen gegen das Männchen am Ende des Deckakts in Fauchen, Spucken u. ä. Lautformen umschlägt. Die Lautäußerung der Männchen beginnt wahrscheinlich im Augenblick der vollständigen Immissio Penis. Sie ist ein gedehnter, gurgelnder Mauzlaut mittlerer Intensität, der manchmal auch in Einzellaute aufgelöst sein kann; er bricht mit dem Ende der Paarung ab.

### 2.7 Löwe *(Panthera leo)*

Spezielle Untersuchungen unter Berücksichtigung der Lautformen dieser Art sind Hemmer (1966), Leyhausen (1950), Reschke (1960, 1966), Schaller (1972), Schenkel (1966), Tembrock (1962), Ulmer (1966); einige Beobachtungen enthalten auch Veröffentlichungen wie Adamson (1960) oder Guggisberg (1960). Als auffälligste Lautäußerung wird das Brüllen, die rhythmische Rufreihe des Löwen, beschrieben, weiterhin eine große Vielfalt von Mauzlauten. Mit Termini wie Grunzen, Brummen u. ä. bedachte Laute lassen sich nur schwer eigenen Beobachtungen definitiv zuordnen. Hemmer (1966) interpretiert einige Angaben anderer Autoren (u. a. Staněk 1956) als Prusten des Löwen, Schaller (1972) nennt das „puffing“ als dem Prusten entsprechende Lautäußerung. Löwen sind allgemein, mit allerdings auch erheblichen individuellen Unterschieden, ruffreudig, die Männchen wohl noch etwas mehr als die Weibchen, die vorherrschende Lautäußerung ist die intensive Rufreihe. Meist rufen mehrere Tiere gleichzeitig im sogenannten Chorbrüllen, wenn auf die Rufreihe eines Tieres hin einige oder alle anderen einer Gruppe (eines Rudels) mit ihrer Rufreihe einfallen. Weitere Lautelemente des Löwen treten regelmäßig im Zusammenhang der Jungenaufzucht auf, ebenso ist die Paarung in beiden Geschlechtern von spezifischen Lautformen begleitet.

2.7.1 Mauzen (s. Abb. 126—130)

Löwen äußern eine große Vielfalt leiser bis halblauter Mauzer sehr unterschiedlicher Klangartigkeit, Tonhöhe und Dauer. Sie sind teilweise ungewöhnlich hell angesichts der Körpergröße der Tiere und besitzen einen deutlichen internen Tonhöhenwechsel, die meisten klingen jedoch dumpf („moaning"). Typisch für die Mauzlaute des Löwen ist, daß sie häufig zweisilbig oder ganz getrennt zweiteilig mit einem leisen Anlaut und intensiverem Hauptteil ausgebildet sind. Sie sind relativ häufig, mit großer Regelmäßigkeit beobachtet man sie bei Junge führenden Weibchen. Am Beginn einer strukturierten Rufreihe können wenige Mauzer als einleitende Rufe ausgebildet sein. Die Tiere äußern diese Lautform in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder kaum sichtbar. Auch das Maul bleibt dabei oft weitgehend geschlossen oder wird nur geringfügig geöffnet. Neben der häufigen Spontanartikulation der Mauzer bei weiblichen Tieren mit Jungen läßt sich diese Lautäußerung mit großer Sicherheit auslösen, wenn man die Jungtiere von der Mutter trennt. Rufen dann auch die Jungen, so antwortet die Mutter jeweils auf deren Rufe hin und gibt auch noch einige Mauzer ab, nachdem sie wieder mit ihren Jungen zusammen ist. Gleiches kann man beobachten, wenn man miteinander vertraute Tiere eines Paares oder einer größeren Gruppe trennt und nach einiger Zeit wieder zusammenläßt. Häufig ist es allerdings so, daß nur eines der Tiere mauzt, ohne daß andere mit der gleichen Lautäußerung antworten. Die Funktion der Mauzer dürfte wohl darin liegen, den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren im Nahbereich zu gewährleisten, besonders von Weibchen mit Jungen.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, die zeitliche Veränderung der Intensität im Rufverlauf ist in den zweisilbigen oder -teiligen Ausbildungen der Laute deutlich. Der kurze Anlaut ist vorwiegend weniger intensiv als der folgende Hauptteil des Mauzers, in den zweiteiligen Formen des Lautes können beide Komponenten bis zu 0,1 sec getrennt sein. Neben diesen Mauzformen kommen auch einteilige, zusammenhängende mit weitgehend gleichbleibender Lautstärke vor. Dieses Lautelement des Löwen ist unterschiedlich lang, es dauert zwischen 0,4—1,8 sec, der Anlaut zwischen 0,15 und 0,3 sec; (in den zweiteiligen Formen ist die Lautdauer aus beiden Komponenten einschließlich der Zwischenphase ohne Lauterzeugung addiert). Aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte Formen wurden beobachtet, konnten aber bisher nicht aufgezeichnet werden. In homotypen Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht. Sind sie am Anfang der strukturierten Rufreihe des Löwen ausgebildet (Anzahl: 1—3), so sind diese in deren Rhythmus integriert. Die Pause(n) zwischen den Mauzern ist (sind) in diesem Teil der Rufserie meist über 2 sec lang. Mit dem wechselnden Klangcharakter dieses Lautelements ist auch der Frequenzbereich, aus dem es sich zusammensetzt, sehr unterschiedlich. Tiefklingende sind in ihrem Aufbau weitgehend auf Anteile unterhalb 1 kHz beschränkt (s. Abb. 126), helle können Frequenzen bis 7 kHz enthalten (s. Abb. 129), auch in diesen sind jedoch die basalen Anteile vorherrschend. Der Anlaut enthält nur Frequenzen unterhalb 1 kHz. Alle Mauzer haben ihre tiefsten Frequenzanteile zwischen 0,2—0,3 kHz. Große Amplitude erreichen in allen Ausbildungen dieses Lautes diejenigen unter 1 kHz, in sehr hellen Formen teilweise auch hinauf bis zu 4 kHz, dies besonders in den zweisilbigen und -teiligen Mauzern im Beginn des zweiten Lautteils im Anschluß an den Anlaut (s. Abb. 129).

Auch hier überwiegen im Rufende die tiefen Frequenzen. Trotz ihrer großen klang-

lichen Verschiedenheit haben alle Mauzlaute ihr Intensitätsmaximum zwischen 0,3 bis 0,45 kHz — in den zweisilbigen bzw. -teiligen Formen vornehmlich am Anfang der intensiveren zweiten Lautkomponente. Regelmäßige Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung der Mauzer nicht auf, ihre zeitliche Änderung ist besonders in den zweiteiligen Ausbildungen deutlich. Nach dem leiseren Anlaut, der nur Anteile unterhalb 1 kHz enthält, setzt in den hellklingenden Formen der Hauptteil des Lautes mit einem deutlichen Intensitätssprung nahezu über den gesamten Frequenzbereich bis 7 kHz simultan ein. Im Rufende sind die tiefen Anteile unterhalb 1 kHz gedehnt, höhere fallen schnell nach Beginn des zweiten Lautteils sukzessive aus. In den wenigen Mauzern zweiteiligen Aufbaus, in denen Anlaut und Hauptteil von ungefähr gleicher Amplitude sind, ist die Frequenzzusammensetzung ebenso wie in den einteiligen Formen weitgehend gleichbleibend im zeitlichen Verlauf, diese Mauzer sind durchweg dunkel in ihrem Klang (s. Abb. 128). Die Frequenzverteilung in dieser Lautform des Löwen zeigt alle Übergänge zwischen nahezu rein klangartigem bis zu vorherrschend spektralem Aufbau. In den zweigliedrigen Formen dieses Lautes ist der schwache Anlaut meist überwiegend klangartig zusammengesetzt, der lautstärkere Hauptteil kann vor allen Dingen in seiner zweiten Hälfte Bereiche stark spektraler Überlagerung aufweisen. Die Formantform ist ein Bogen, der in einem unterschiedlich langen, fast geradlinigen Schenkel auslaufen kann; sind beide Lautkomponenten getrennt, so bildet der Anlaut den ansteigenden Schenkel aus. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist gering und beträgt zwischen ihren relativ höchsten Anteilen im Beginn der zweiten Lauthälfte bzw. -komponente und den tiefsten am Anfang und besonders am Ende des Mauzers maximal ca. 5:4, in der Mehrzahl der Laute weniger. Der deutlich hörbare Tonhöhenwechsel im Rufverlauf besonders in den hellen Mauzformen wird durch die wesentlich höhere relative Amplitude der oberen Frequenzen bis 4 kHz im Beginn des Hauptteils hervorgerufen, dies im Gegensatz zum Anlaut und zum wieder tiefen Lautende, die beide aus Anteilen im Bereich unterhalb 1 kHz zusammengesetzt sind. Die Basalformante findet sich mit wechselnder Lage zwischen 0,25—0,4 kHz, besonders in der zweiten Lauthälfte können spektrale Anteile auch noch darunter vorhanden sein. Die Basalformante ist durchweg intensiv, besonders in den zweigliedrigen Artikulationsformen mit sehr hellem Klang ist sie aber anfangs des intensiveren Hauptteils von nur geringer Amplitude, an seinem Ende aber wieder von hoher; es erfolgt also eine Intensitätsverlagerung zwischen einzelnen Formanten. Die Anzahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist wegen der wechselnden Ausbildung hoher Frequenzanteile sehr unterschiedlich — auch im Zeitverlauf desselben Lautes. Während in den hellklingenden im Bereich unterhalb 3 kHz bis zu 9 Formanten vorhanden sein können, setzen sich die tiefklingenden nur aus 3 oder 4 Formanten im wesentlichen unterhalb 1 kHz zusammen. Der Formantquotient beträgt je nach der unterschiedlichen Anzahl der Formanten 1:2:3:4:5: . . .

2.7.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 131—139)

Diese Rufform des Löwen ist vorwiegend halblaut bis sehr laut, allerdings kann auch in leisen Rufen ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Der Hauptruf mit Nachstoßelement läßt meist deutlich eine Gliederung in einen helleren, eher klangartigen Anfangsteil und eine tieferklingende, überwiegend geräuschhafte zweite Rufhälfte mit internem rhythmischen Intensitätswechsel erkennen. Diese Rufform tritt hauptsächlich als Element der strukturierten Rufreihe des Löwen auf und ist damit ent-

sprechend häufig. Männchen und Weibchen äußern die Rufreihe mit einer hohen Spontanartikulationsrate. Selten sind Hauptrufe mit Nachstoßelement auch homotyp oder mit anderen Rufformen heterotyp arhythmisch zu Lautfolgen gereiht. In diesem Zusammenhang ist die Rufhaltung nicht stark fixiert, innerhalb der Rufreihe artikulieren die Löwen diese Rufform jedoch vorwiegend im Stehen mit jeweils Vorder- und Hinterbeinen nebeneinander, gestrecktem Hals und waagerecht oder leicht gesenkt gehaltenem Kopf, seltener rufen die Tiere im Liegen, Sitzen oder auch in Bewegung. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sehr deutlich, der gesamte Laut entsteht während der Ausatmungsphase, die stoßhafte Exspiration erfolgt aber erst im Nachstoßelement. Das Maul ist nicht mehr als halbweit geöffnet, die oberen Caninen sind kaum oder gar nicht sichtbar, im Nachstoßelement ist das Maul noch etwas weiter zu. Bei dem stoßhaften Ausatmen im Nachstoßelement vibrieren die Backen. Hauptrufe mit Nachstoßelement lassen sich — meist zusammen mit Mauzern — auslösen, wenn man miteinander vertraute Tiere einer Gruppe trennt oder ein Weibchen von seinen Jungen absperrt, sie erreichen dann jedoch kaum die volle Intensität wie im Zusammenhang der Rufreihe, deren konstitutiver Bestandteil sie neben einer anderen Rufform sind. Als Einzelruf kommt dem Hauptruf mit Nachstoßelement wahrscheinlich eine Funktion im Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren über eine größere Distanz zu. Weitere Funktionsbezüge, die sich aus seiner Ausbildung in der strukturierten Rufreihe ergeben, sind dort erwähnt.

Die Intensität dieser Rufform des Löwen ist über einen großen Bereich variabel, meist ist sie jedoch hoch; weniger intensive Formen weisen einen unterschiedlichen Grad der Ausbildung des Nachstoßelements auf. Alle lauten Rufe des Löwen besitzen ein deutliches Nachstoßelement; bisher liegen keine Beobachtungen vor, die für diese Art das Vorhandensein eines Hauptrufes, eines zu großer Lautstärke gesteigerten Mauzers, bestätigen. Meist ist die Intensität der Hauptrufe mit Nachstoßelement in ihrem zeitlichen Verlauf gleichbleibend hoch, manchmal ist die erste, mehr klangartige Rufhälte von etwas geringerer Intensität als das Nachstoßelement; die größte Amplitude erreicht diese Rufform im Übergang zwischen ihren beiden unterschiedlich strukturierten Hälften. Signifikant ist der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement, die Dauer der Lautstöße größerer Amplitude beträgt ungefähr 0,015—0,02 sec, die Zwischenphasen mit deutlichem Intensitätsabfall sind um 0,01 sec und können bis zum Rufende 0,02 sec lang werden. Die Anzahl der Einzellautstöße beträgt um 10, eher etwas mehr. Eine weitere kurzzeitige Intensitätsveränderung findet sich besonders in den Hauptrufen mit Nachstoßelement am Anfang einer strukturierten Rufreihe; hier sind sie bisweilen zweiteilig oder zweisilbig mit Anlaut ausgebildet. Der Anlaut geringer Lautstärke kann anfangs bis zu 0,35 sec vom Hauptteil des Rufes getrennt sein, im weiteren Verlauf der Rufreihe werden die Pausen zwischen den beiden Komponenten des Rufes zunehmend kürzer, bis beide ganz verschmelzen (s. Abb. 137—139). Die ersten Hauptrufe mit Nachstoßelement in der strukturierten Rufreihe, bei denen diese beiden Anteile des Rufes gekoppelt sind, erscheinen dann im Höreindruck zweisilbig. Berücksichtigt man die schon innerhalb der einfachen Hauptrufe mit Nachstoßelement bestehende Gliederung in die zwei unterschiedlich klingenden Lauthälften, so sind sie im Grunde als dreisilbig einzustufen. Die Dauer dieser Rufform des Löwen zeigt einige Varianz, sie beträgt 0,8—1,8 sec, die leisen Anlaute können 0,1—0,3 sec dauern. Als einleitende Elemente der strukturierten Rufreihe werden die Hauptrufe mit Nach-

stoßelement zu deren Mitte hin fortschreitend kürzer, ebenso die Pausen zwischen den einzelnen Rufen, die damit in den rhythmischen Ablauf der Rufreihe integriert sind. Die Abstände zwischen den Einzelrufen können am Beginn der Rufreihe bis zu 3 sec und mehr betragen, am Ende der Serie aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, bevor sich die Rufreihe in ihrem weiteren Verlauf aus anders strukturierten Rufen zusammensetzt, sind die Pausen zwischen den Einzelrufen noch um 0,8 sec lang.

Die Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe mit Nachstoßelement kann Anteile aus dem Bereich von 0,1 bis über 7 kHz enthalten, Frequenzen über 5 kHz sind aber meist recht unterschiedlich in ihrer relativen Ausbildung. Die Abbildung eines Lautspektrogramms und dazugehörige Angaben zum Frequenzaufbau dieser Rufform bei Schaller (1972), die im wesentlichen nur den Bereich unter 1 kHz umfassen, dürften eindeutig auf eine relativ große Distanz zum rufenden Tier bei der Lautaufzeichnung zurückzuführen sein. Ist ein Anlaut ausgebildet, so enthält dieser Frequenzanteile zwischen 0,1—3 kHz, im wesentlichen aber nur unterhalb 1 kHz. Die Anteile großer Amplitude finden sich in den einteiligen Rufen bzw. in den zweiteiligen im intensiveren Hauptteil im gesamten Rufverlauf hauptsächlich unter 1,5 kHz, teilweise aber auch besonders im Nachstoßelement bis hinauf zu 3,5 kHz. Ihre maximale Intensität im Frequenzaufbau erreichen diese Rufe immer im Bereich unter 1 kHz, vorwiegend im Übergang von der ersten Rufhälfte zum Nachstoßelement, zwischen 0,25 bis 0,45 kHz, meist bei 0,3 kHz. In diesem Zusammenhang ist allerdings zu bedenken, daß wegen der Geräteeigenschaften des VOICEPRINT-Lautspektrographen, wie bereits ausgeführt, das Vorhandensein eventuell noch intensiverer Anteile im darunterliegenden Frequenzbereich nicht überprüfbar ist. In der Frequenzzusammensetzung dieser Lautform des Löwen finden sich keine signifikanten Lücken; einige Individuen weisen jedoch im Nachstoßelement einen deutlichen Intensitätsabfall bei 1,5 kHz gegenüber benachbarten Anteilen auf. Eine Änderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Rufverlauf ergibt sich, indem das Nachstoßelement reicher und intensiver in den hohen Anteilen ist als die erste hellerklingende, mehr klangartige Rufhälfte. Deutlich ist dies ebenso in der unterschiedlichen Zusammensetzung von Anlaut und Hauptteil des Rufes in den zweiteiligen und -silbigen Formen, in den einteiligen setzen im Rufbeginn die wesentlichen am Aufbau beteiligten Frequenzen unterhalb 3 kHz ziemlich simultan ein und brechen ebenso am Rufende wieder ab. Eine weitere Veränderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Ablauf des Hauptrufes mit Nachstoßelement ergibt sich aus dem rhythmischen Intensitätswechsel im Nachstoßelement, wo die Zwischenphasen geringer Amplitude im wesentlichen auf den basalen Frequenzbereich in ihrer Zusammensetzung beschränkt sind. Die Frequenzverteilung in diesem Lautelement des Löwen ist in den einzelnen Rufen recht unterschiedlich, läßt aber meist die Gliederung in eine mehr klangartige erste Rufhälfte und das nahezu rein spektral zusammengesetzte Nachstoßelement erkennen, obwohl auch die erste Rufhälfte einen unterschiedlichen Grad spektraler Überlagerung aufweisen kann. Der Formantverlauf zeigt im Anfang einen Bogen geringer relativer Überhöhung, der dann zum Rufende hin nahezu geradlinig ausläuft, hier allerdings im Nachstoßelement breit spektral verwischt ist. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Lauthälfte und den tiefsten in Rufbeginn und -ende höchstens ungefähr 4:3 betragen, in den meisten ist er jedoch deutlich geringer. Der hörbare Tonhöhenwechsel von der ersten Rufhälfte

zum Nachstoßelement kommt dadurch zustande, daß im ersten Rufteil die höheren Obertöne bis 3 kHz im Vergleich zu den basalen Anteilen unterhalb 1 kHz von relativ größerer Amplitude sind als im Nachstoßelement. Die Basalformante ist intensiv mit unterschiedlicher Lage im Bereich zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet, noch tiefere Frequenzanteile spektraler Zusammensetzung sind vorhanden. Die Formantanzahl unterhalb 1 kHz beträgt teilweise 4—5, dann ergibt sich der Formantquotient mit 1:2:3:4:5, stellenweise oder durchgehend können aber häufig auch Nebenformanten ausgebildet sein, die Formantanzahl in diesem Bereich kann dann bis zu 9 betragen, und der Formantquotient ist 1:3/2:2:5/2:3:7/2: . . .

2.7.3 Nachstoßer (s. Abb. 140—142)

Diese Rufform des Löwen bildet neben dem vorher besprochenen Hauptruf mit Nachstoßelement den wesentlichen Bestandteil der arteigenen rhythmischen Rufreihe, ihre zweite Hälfte setzt sich aus Nachstoßern zusammen. Nachstoßer sind durchweg kurze Rufe unterschiedlicher Intensität und dunkel geräuschhaften Charakters. Der interne rhythmische Intensitätswechsel im Rufverlauf ist meist deutlich hörbar. Neben dem vorherrschenden Auftreten dieser Rufform im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe sind bisweilen auch einzelne Nachstoßer in arhythmischer Folge im Anschluß an einen oder mehrere Hauptrufe mit Nachstoßelement ausgebildet, sie sind dann meist von geringer Intensität. Diese separaten Nachstoßer konnten nicht in für die Lautanalyse ausreichender Qualität aufgezeichnet werden. Angesichts der allgemeinen Ruffreudigkeit des Löwen und der Häufigkeit seiner Rufreihe sind auch die Nachstoßer eine häufige Lautäußerung. Die Tiere äußern die wenig intensiven Nachstoßer außerhalb einer Rufreihe in beliebiger Körperhaltung, auch in Bewegung, während der Rufreihenartikulation ist ihre Körperhaltung aber ziemlich weitgehend fixiert. Sie stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander und gestrecktem Hals bei leicht gesenktem oder waagerecht gehaltenem Kopf, seltener rufen die Tiere die Nachstoßer im Vollrhythmus der Rufreihe auch im Sitzen, Liegen oder in Bewegung. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich im Zusammenziehen während jedes Nachstoßers. Das Maul ist dabei nur wenig geöffnet, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen meist in ihrer vollen Länge; mit dem Ausstoßen der Luft während des Nachstoßers ist manchmal ein leichtes „Flattern" der Backen zu beobachten. Auslösung und Funktion dieser Rufform des Löwen sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der strukturierten Rufreihe zu sehen und werden dort behandelt.

Die Intensität der Nachstoßer ist über einen erheblichen Bereich variabel; im Verlauf der Rufreihe werden sie nach einigen Rufen nahezu gleichbleibend hoher Lautstärke zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend leiser. Einzelne oder wenige Nachstoßer in arhythmischer Folge im Anschluß an einen oder mehrere Hauptrufe mit Nachstoßelement sind vorwiegend von geringer Intensität. Die zeitliche Intensitätsveränderung im Verlauf des Nachstoßers ist auch strukturell im Lautspektrogramm meist deutlich als rhythmischer Impulswechsel ausgebildet. Der Laut setzt sich in alternierender Folge aus Einzelimpulsen hoher Amplitude von 0,015—0,02 sec und Phasen eines deutlichen Intensitätsabfalls von ungefähr 0,01—0,015 sec Dauer zusammen. Die Anzahl der Einzellautstöße beträgt um 10 und darüber. Die Länge der Nachstoßer ist im vollrhythmischen Teil der Rufreihe ziemlich gleichbleibend, jedoch hier wohl auch individuell etwas verschieden. Mit der Auflösung des Rhythmus der Rufreihe zu ihrem Ende hin wird auch die Dauer der Nachstoßer variabler.

Sehr kurze Nachstoßer sind um 0,25 sec lang, meist aber im Vollrhythmus der Rufreihe zwischen 0,3—0,6 sec. Im Ausklang der Rufserie können sie bis 0,8 sec und länger gedehnt sein. Als Bestandteile der strukturierten Rufserie des Löwen folgen die Nachstoßer in regelmäßigen Abständen aufeinander. Die ersten Nachstoßer nach den einleitenden Hauptrufen mit Nachstoßelement folgen ziemlich gleichbleibend schnell aufeinander; im Durchschnitt sind es 2—3 Nachstoßer innerhalb von 2 sec, die Pausen zwischen den einzelnen Rufen betragen dann um 0,5—0,7 sec. Zum Ende der Rufreihe hin wird diese Abfolge zunehmend gedehnter, auch die Dauer der einzelnen Nachstoßer kann größer werden. Bei einer kompletten, intensiven Ausbildung der Rufreihe deuten einige Beobachtungen darauf hin, daß die Abstände zwischen den Einzellauten in ihrem vollrhythmischen Teil individualtypisch sind. Die Nachstoßer setzen sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,1 bis über 7 kHz zusammen, der Grad der Ausbildung der Anteile über 5 kHz ist jedoch unterschiedlich. Auch hier sind die Angaben bei SCHALLER (1972) mit Frequenzen nur unterhalb 1 kHz sicherlich auf eine zu große Aufnahmedistanz zurückzuführen; gleiches gilt für diese Werte von RESCHKE (1960). Große Amplitude erreichen die Frequenzen bis 4 kHz, teilweise auch nur bis 3 kHz, vorherrschend ist in allen Rufen der Bereich unterhalb 1 kHz, hier liegt auch um 0,3 kHz das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer. Aus den eingangs erwähnten Gründen ist nicht überprüfbar, ob unterhalb 0,25 kHz noch intensivere Anteile ausgebildet sind. In dem Frequenzaufbau dieser Rufform finden sich keine regelmäßigen Lücken, vielfach fallen jedoch Anteile um 1,8 und 3,6 kHz deutlich in ihrer Intensität gegenüber den benachbarten ab. Im zeitlichen Rufverlauf ist die Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer insgesamt weitgehend homogen. Eine geringfügige rhythmische Veränderung ergibt sich mit dem „fry“. Im Beginn setzen alle Anteile nahezu simultan ein, im Rufende brechen sie bis auf die manchmal etwas gedehnten Frequenzen unterhalb 1 kHz ebenso ab. Die Frequenzverteilung in den Nachstoßern ist überwiegend geräuschhaft spektral; nur im basalen Bereich unter 0,5 kHz ist eine breit verwischte Formante mit Bogenverlauf teilweise erkennbar.

2.7.4 Vorstoßer

Der Vorstoßer ist ein leises, kurzes Lautelement geräuschhaft rauhen Charakters. Es wird inspirativ erzeugt, ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ist in den relativ lautstärkeren Formen manchmal zu hören. Bisher wurde diese Rufform nur im Verlauf der strukturierten Rufreihe vor Nachstoßern beobachtet; es entsteht der Eindruck eines lauthaften Einatmens jeweils vor dem anschließenden intensiveren, exspirativen Nachstoßer. Die meisten Löwen bilden Vorstoßer nur bisweilen und vereinzelt mit sehr geringer Intensität in ihren Rufreihen aus, einzelne Individuen rufen sie jedoch ziemlich regelmäßig als Element des Rufreihenaufbaus mit gut wahrnehmbarer Lautstärke, besonders vor den intensivsten Nachstoßern. Insgesamt kommen die Vorstoßer aber ziemlich selten vor. Da diese Rufform im wesentlichen während des vollrhythmischen Teils der Rufreihe auftritt, ist damit auch die Körperhaltung während ihrer Artikulation weitgehend fixiert. Die Tiere rufen meist im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, gestrecktem Hals und gerade oder leicht gesenkt gehaltenem Kopf, selten auch in anderen Körperhaltungen wie Liegen oder Sitzen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar, natürlich aber nicht von der Entspannungsphase zwi-

schen den exspirativen Nachstoßern wesentlich größerer Intensität zu trennen. Die Maulöffnung ist praktisch kaum gegenüber der Artikulation der Nachstoßer verändert, sie ist nur gering, die oberen Caninen sind durchweg in ihrer vollen Länge durch die Oberlippen bedeckt. Den Vorstoßern kommt sicherlich als Einzelrufform keine gesonderte Funktion zu, Auslösung und Funktion sind in ihrer Ausprägung im Zusammenhang der Rufreihe zu sehen und werden dort behandelt. Auch hier stellen sie im Grunde ein „Nebenprodukt" der Artikulation einer lautstärkeren Rufform (der Nachstoßer) dar.

Eine Auswertung der Strukturmerkmale der Vorstoßer war bisher lautspektrographisch nicht möglich, weil es nicht gelang, die Rufreihe eines Tieres mit deutlicher Vorstoßerausbildung einzeln ohne Chorgebrüllbegleitung aufzunehmen. So überlagern sich im Lautspektrogramm die Rufe der verschiedenen Tiere im gleichen Frequenzbereich.

2.7.5 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 126—144)

Die strukturierte Rufreihe des Löwen ist sicherlich eine der beeindruckendsten tierischen Lautäußerungen, sie ist in der Literatur meist als Brüllen beschrieben; dies häufig, ohne dabei zwischen den die Rufreihe zusammensetzenden Einzelrufen und dieser selbst zu trennen, und mit unexakter Verwendung desselben Terminus für offensichtlich auch andere Rufformen des Löwen und weiterer Arten des Genus *Panthera.* Die Rufreihe ist von auffallender Lautstärke, die sie nach einigen leiseren, einleitenden Rufen erreicht, an ihrem Ende klingt sie allmählich leiser werdend in einer langen Serie von Einzelrufen aus. Mit dieser intensitätsmäßigen Gliederung gekoppelt ist das klangliche Bild der Rufreihe aus wenigen einleitenden Mauzern, anschließend einigen Hauptrufen mit Nachstoßelement, beide eher klangartigen Charakters, und in ihrem zweiten Teil aus den rauh geräuschhaften Nachstoßern. Die Rufreihe ist als in arttypischer Weise einheitlich aufgebautes Lautgebilde hinsichtlich der sie zusammensetzenden, verschiedenen Rufformen, ihrer Abfolge, ihres internen Intensitätsverlaufs, sowie der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf aufzufassen; sie ist eine heterotype, einstrophige Langfolge (Tembrock 1960 b). Im Zusammenhang einer strukturierten Rufreihe können folgende Einzelrufformen ausgebildet sein: Mauzer (von einzelnen Autoren auch als Vorrufe bezeichnet [Reschke 1960]), Hauptrufe mit Nachstoßelement, Nachstoßer und Vorstoßer. Eine Rufreihe in voller, rhythmischer Ausprägung enthält wenige einleitende Mauzer, die allerdings häufig auch fehlen können, es folgt eine Serie von Hauptrufen mit Nachstoßelement, den Schluß bildet eine lange Folge von Nachstoßern, nur ganz vereinzelt kommen zwischen diesen wenige Vorstoßer vor. Sehr selten rufen die Tiere eine Rufreihe ohne abschließende Nachstoßerserie. Alle Einzelrufe sind strukturell in den Rufreihenaufbau integriert. Abweichungen hiervon sind relativ häufig in weniger intensiven und nicht vollrhythmischen Rufreihen, aber auch bei voller Ausbildung können innerhalb der Nachstoßerserie ein oder zwei Hauptrufe mit Nachstoßelement gesteigerter Intensität auftreten, oder die Tiere rufen alternierend am Ende der Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement im Anschluß an jeden von diesen je einen Nachstoßer, bevor im weiteren Verlauf die Rufreihe sich dann nur noch aus Nachstoßern zusammensetzt. Bisweilen treten vor einer Rufreihe arhythmische Folgen unregelmäßigen Aufbaus aus den gleichen Rufformen wie innerhalb der Rufreihe auf, sie sind strukturell jedoch nicht in diese integriert. Eine große Varianz zeigt die Anzahl der die Rufreihe zusammensetzenden Einzelrufe,

ebenso die relative Anzahl der drei verschiedenen Rufformen in den einzelnen Abschnitten der Rufreihe. Es erscheint möglich, daß hier gewisse individualkennzeichnende Merkmale vorliegen. Die Anzahl der Mauzer ist meist gering (0—3), die der Hauptrufe mit Nachstoßelement schwankt zwischen 2—20, in der Regel sind es 5—10, Nachstoßer können zwischen 0—90 ausgebildet sein, mehr als 35 sind jedoch selten, meist sind es zwischen 12 und 30 Nachstoßer. So würde sich eine strukturierte Rufreihe des Löwen z. B. in typischer Weise aus 1 Mauzer, 7 Hauptrufen mit Nachstoßelement und 17 Nachstoßern zusammensetzen. In vollrhythmischer, intensiver Ausprägung ist am ehesten die Anzahl der Nachstoßer variabel, besonders im Zusammenhang des Chorbrüllens; die Anzahl der Mauzer und besonders der Hauptrufe mit Nachstoßelement ist für dasselbe Individuum eher ziemlich gleichbleibend. Tiere, die jünger sind als ca. 4—5 Jahre, scheinen insgesamt größere Schwankungen in ihrer Rufreihenzusammensetzung aufzuweisen.

Löwen sind allgemein ruffreudig, obwohl es auch Individuen gibt, die sehr selten rufen; die häufigste Lautform ist die strukturierte Rufreihe. Die meisten Tiere äußern sie mehrmals täglich, und dies ist nicht auf bestimmte Verhaltenszusammenhänge (z. B. Hitzeperiode der Weibchen) beschränkt. Nach SCHALLERS (1972) Beobachtungen im Freiland dürften die Löwen am meisten um die Zeit ihrer größten allgemeinen Aktivität im Morgengrauen rufen; die Zahl der Rufreihen pro Tier schwankt dabei zwischen 0 bis über 30 in 24 Stunden.

In zoologischen Gärten ist der Einfluß des Dienstablaufs auf den Aktivitätsrhythmus der Tiere zu berücksichtigen, sie sind ganz überwiegend nur während des Tages aktiv, entsprechend rufen sie nachts auch kaum. Die Tiere rufen vornehmlich in den beiden Perioden hoher allgemeiner Aktivität am frühen Morgen und am späten Nachmittag (HAAS 1958). Eine ähnliche Beobachtung beschreibt auch EPPLE (1968) für die Phasen höchster Rufaktivität bei Hapaliden. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß sich erhebliche Verschiebungen ergeben können, wenn die Tiere z. B. erst nachmittags aus engen Innenkäfigen in geräumige Außengehege gelassen werden. Die Anzahl der Rufreihen pro Tag ist recht unterschiedlich, erscheint aber bis auf die ausgesprochen wenig ruffreudigen Tiere durchgehend ziemlich hoch, so riefen die Löwen der über lange Zeit beobachteten Gruppe des Zoo Wuppertal im Mittel 12—16 Rufreihen täglich. Dies liegt im Rahmen der Werte, die SCHALLER (1972) in seinen Freilanduntersuchungen gefunden hat, ist im Durchschnitt aber wohl etwas höher. Hier müssen Langzeituntersuchungen an weiteren Löwengruppen in anderen Zoos zusätzliches Material liefern, bevor eine Aussage darüber möglich ist, ob Löwen in Gefangenschaft wirklich durchschnittlich mehr rufen als in Freiheit. Die Männchen scheinen eine reduzierte Rufaktivität während der Zeit zu haben, in der sie sich um rollige Weibchen kümmern.

Die Körperhaltung während der Artikulation einer intensiven Rufreihe ist ziemlich weitgehend fixiert, meist rufen die Tiere in „versammelter Haltung“ (LEYHAUSEN 1950) im Stehen, Vorder- und Hinterbeine befinden sich jeweils nebeneinander, der Hals ist gestreckt und der Kopf waagerecht oder leicht gesenkt gehalten. Besonders im Beginn und gegen Ende der Rufreihe, wenn sie sich aus weniger intensiven Einzelrufen in gedehnter Folge zusammensetzt, können die Löwen auch in Bewegung rufen. Sie äußern die Rufreihe allerdings bisweilen auch im Sitzen oder aufrechten Liegen, seltener auch auf der Seite liegend. Wenige Male wurde auch beobachtet, daß ein auf dem Rücken liegendes Tier die Rufreihe mit voller Intensität rief. Einiges deutet darauf hin, daß Löwen spontan im wesentlichen im Stehen ru-

fen, als Antwort auf Artgenossen im Chorgebrüll, jedoch auch in beliebiger anderer Körperhaltung. So sind von insgesamt 158 im Liegen geäußerten Rufreihen einer Gruppe von drei Tieren 126 als Antwort im Chorgebrüll erfolgt, während von 191 stehend gerufenen derselben Tiere im gleichen Zeitraum nur 64 als Antwort geäußert wurden. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Erzeugung der Rufreihe ist gut sichtbar, am auffälligsten ist das Zusammenziehen der Abdominalmuskulatur in jeder Exspirationsphase, die entsprechende Bewegung der Thorakalmuskulatur während der Artikulation ist auch signifikant, ebenso ist dann die Einatmungs-(Entspannungs-)Phase deutlich. Die Öffnung des Maules ist während der ersten Lauthälfte der intensiven Hauptrufe mit Nachstoßelement im Beginn der Rufreihe weiter als während der abschließenden Nachstoßerserie, aber auch hier kaum mittelweit, meist sind die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge durch die Oberlippe bedeckt.

Zur Auslösung und Funktion der Rufreihe des Löwen sind viele Vermutungen geäußert worden; alle Aussagen, die einen Zusammenhang mit dem Beuteerwerb herstellen, ließen sich in SCHALLERS (1972) Freilandbeobachtungen nicht bestätigen. Wie LEYHAUSEN (1950) bemerkt, ist in der Artikulation der Rufreihe sicherlich auch zu einem erheblichen Teil der spontane Abbau aktionsspezifischer Energie zu sehen; so konnte SCHALLER (1972) in 75 % der von ihm beobachteten Rufserien in einem Rudel keinen auslösenden Reiz feststellen. Bei 170 Chorgebrüllen der Löwengruppe des Wuppertaler Zoos war es in 63 % der Fälle nicht möglich, einen auslösenden Reiz für die Lautgebung zu erkennen. Mit großer Sicherheit löst die Rufreihenartikulation eines Löwen die weiterer aus, die Tiere rufen dann im Chorgebrüll gemeinsam. Eine gewisse Rolle scheint hierbei die Intensität der Rufreihe des Tieres zu spielen, das als erstes ruft; Artgenossen fallen wohl mit um so größerer Sicherheit mit ihren Rufreihen ein, wenn der erste intensiv und vollrhythmisch beginnt. So waren von insgesamt 350 Rufreihen dreier Individuen 190 Antwort auf ein schon rufendes Tier. Hierbei fällt erheblich ins Gewicht, daß die einzelnen Tiere sehr unterschiedlich häufig spontan rufen, trotzdem aber regelmäßig am Chorgebrüll teilnehmen können; ebenso ist zu bedenken, daß ein Tier zwar im Chorgebrüll fast immer mitrufen kann, ohne dieses als erstes rufendes Tier einzuleiten. Aus wahrscheinlich in zoologischen Gärten durch die Haltungsbedingungen beeinflußten Verhaltenszusammenhängen lassen sich noch einige Beobachtungen anführen, die Hinweise auf Auslösung und Funktion der strukturierten Rufreihe des Löwen geben könnten. Allgemein ruffreudige Tiere äußern die Rufreihe mit großer Regelmäßigkeit dann, wenn man sie in ein anderes Gehege umsperrt — oft nachdem sie vorher mit Urin markiert haben. Laute Geräusche beliebiger Herkunft (Türenknallen u. ä.) lösen häufig das Rufen der Löwen aus, wie auch ULMER (1966) berichtet. Hier ist sicherlich auch die Tatsache einzuordnen, daß Löwen relativ oft auf laute Einzelrufe und die Rufreihen anderer Arten des Genus *Panthera* antworten oder in diese mit ihrer Rufreihe einfallen. RESCHKES (1966) Vermutung, daß solche Antwortbeziehungen zwischen Leopard und Löwe auf die Homologie der Lautformen der beiden Arten schließen lasse, erscheint nicht begründet. Ruffreudige Löwen zeigen keine Präferenz in dieser Beziehung für eine bestimmte andere Art der Gattung *Panthera* oder eine bestimmte von deren intensiven Lautäußerungen. Sie antworten ziemlich häufig mit ihrer Rufreihe auch z. B. auf den lauten Orgasmusschrei der männlichen Tiger oder laute Stimmäußerungen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens. Die große Antwortbereitschaft des Löwen in Gefangenschaft ist wohl darauf zu-

rückzuführen, daß einige Verhaltenszusammenhänge, in denen die Rufreihe im Freiland regelmäßig auftritt (Territorialität, Rudel über größere Distanz verteilt), durch die Haltungsbedingungen in zoologischen Gärten ganz oder teilweise ausfallen. Aufgrund von Schwellenerniedrigung äußern die Tiere die Rufreihe dann auch auf an sich nicht spezifische, auslösende Reize hin; die Produktion aktionsspezifischer Energie für die Rufreihenartikulation ist also sicherlich recht hoch. Neben der reinen Spontanartikulation ist die Funktion der Rufreihe des Löwen, wie SCHALLER (1972, S. 109) schreibt „... advertises the animal's presence. It denotes ‚Here I am', and in this capacity has several functions as a long-distance signal." Sie kann, wohl besonders in Form des Chorgebrülls, der Markierung des Gruppenterritoriums dienen. Wenn SCHENKEL (1966) die Berechtigung des Terminus „markieren" in diesem Zusammenhang einer Lautäußerung in Frage stellt, so ist ihm darin nicht zuzustimmen. EPPLE (1968) vermutet bei einigen der von ihr untersuchten Hapaliden-Arten auch territoriale Funktionsbezüge einzelner Lautäußerungen in der Gruppe. Rudelmitglieder können mit Hilfe ihrer Rufreihen auch den Zusammenhalt über eine größere Distanz aufrechterhalten bzw. wieder zusammenfinden. Ebenso können Tiere einander ausweichen, wenn sie sich aufgrund der Lautäußerung geortet haben. Ein indirekter Hinweis auf die Lokalisierungsfunktion der Rufreihe könnte die Beobachtung sein, daß ein Weibchen im Zoo Wuppertal, das sonst an nahezu jedem Chorgebrüll teilnahm, während der ersten drei Wochen nach der Geburt seiner Jungen, mit diesen allein im Wurfstall vom Rest der Gruppe abgetrennt, kaum auf die Rufreihen der anderen Tiere antwortete. Die beschriebenen möglichen Funktionen der Rufreihe des Löwen setzen mit voraus, daß Merkmale der Rufreihenausprägung vorhanden sein müssen, die es z. B. einem vom Rudel getrennten Individuum ermöglichen, das Chorgebrüll bzw. die Einzelrufreihen der zu seinem Rudel gehörigen Tiere von denen fremder zu unterscheiden. Hier sind bisher nur Vermutungen möglich, in welchen Merkmalen sich die Rufreihen der einzelnen Individuen unterscheiden; worin die Charakteristika der Ausprägung des Chorgebrülls eines bestimmten Rudels liegen könnten, ist unbekannt. Die Beobachtung SCHALLERS (1972), wonach zwei gleichzeitig rufende Tiere immer so in Phase sind, daß ihre Einzelrufe im Verlauf der Rufreihe sich nur geringfügig oder gar nicht überlagern, kann ich nach den bisherigen Beobachtungen nicht bestätigen. Dagegen spricht auch die Tatsache, daß Löwen, die in einen Chor einfallen oder auch nur einem einzeln rufenden Tier antworten, keine Regelmäßigkeit hinsichtlich des Zeitpunktes ihres Einsetzens zeigen. Damit ist wegen der unterschiedlichen Einzelruf- und Pausenlängen im Verlauf der strukturierten Rufreihe bei ziemlich weitgehend fixiertem Rhythmus gar kein alternierendes Rufen möglich. Das Chorgebrüll, als unter den Feliden einzigartige Ausbildung, läßt noch weitere Zusammenhänge vermuten. Einmal hat es wohl eine Funktion in der Bestätigung und Festigung des Gruppenzusammenhalts, wie in ähnlicher Weise das Chorheulen der Wölfe (THEBERGE and FALLS 1967, ZIMEN 1971) und auch wohl das Gruppenbrüllen der Arten des Genus *Alouatta* (CARPENTER 1934). Die Paar-Duette der Hylobatidae (CARPENTER 1940, LAMPRECHT 1970) stellen wahrscheinlich eine noch weitergehende Entwicklung in dieser Richtung dar.

Im Chorgebrüll ist eine Rollenverteilung zwischen den verschiedenen rufenden Tieren möglich, ähnliche Zusammenhänge beschreiben auch COOPER (1942) und LEYHAUSEN (1950). In der über einen längeren Zeitraum überwachten Löwengruppe des Zoo Wuppertal war es mit großer Regelmäßigkeit dasselbe alte Männchen, das

ein Chorgebrüll mit seiner Rufserie einleitete, daraufhin fielen die anderen Individuen ein. Von 110 Chorgebrüllen, an denen dieses Männchen beteiligt war, leitete es 89 ein und beendete 74, i. e. es schloß auch als letztes der im Chor rufenden Tiere seine Rufserie ab. Ein jüngeres Männchen rief in 88 Fällen mit, begann davon aber nur 16 und schloß 15 ab. Ein adultes Weibchen leitete von 98 Chorgebrüllen, an denen es teilnahm, nur zwei ein und schloß 17 davon ab. Letzteres hängt sicherlich u. a. von der Dauer der Rufreihen der einzelnen Tiere ab, der Anzahl der Einzelrufe darin und von ihrem relativen zeitlichen Einsetzen im Verlauf des Chorgebrülls. Die sehr langen Rufreihen des erwähnten, alten, männlichen Löwen mit 50 und mehr Nachstoßern traten allerdings immer auf, wenn andere Löwen mit ihren Rufreihen erst dann einfielen, wenn er mit seiner schon weiter fortgeschritten war. Häufig nahm er sie dann wieder mit schnellerem Rhythmus und gesteigerter Intensität der Einzelrufe (durch Nachstoßer oder auch 1 oder 2 zwischengeschobene Hauptrufe mit Nachstoßelement und anschließend wieder Nachstoßer) auf und setzte sie so lange fort, bis alle anderen Tiere ihre Rufreihen beendet hatten. Hier kam es dann auch manchmal vor, daß die beiden letzten rufenden Tiere ihre Nachstoßer alternierend äußerten, bei allerdings schon sich auflösendem Rhythmus. Die unterschiedliche spontane Rufaktivität der Individuen kann mit in diese Rollenverteilung eingehen, reicht jedoch wohl in dem beschriebenen Fall nicht zur Erklärung dieser signifikanten Erscheinung aus.

Im Verlauf der Untersuchung war es in zoologischen Gärten nicht möglich, rollige Weibchen für die Dauer der gesamten Hitzeperiode von Männchen abzusperren, um so ihr Lautgebungsverhalten während dieser Zeit zu überprüfen. Das Auftreten der Rufreihe bei weiblichen Löwen in diesem Verhaltenszusammenhang bleibt damit vorläufig ungeklärt, ist aber wahrscheinlich.

Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die Rufreihe von großer Intensität, zeigt aber in ihrem Verlauf deutliche Veränderungen der Lautstärke der einzelnen am Aufbau beteiligten Rufformen: die wenigen einleitenden Mauzer, die oft auch fehlen, sind leise, die folgenden Hauptrufe mit Nachstoßelement sind anfangs von geringer bis mittlerer Intensität, dann aber von fortschreitend größerer Lautstärke und erreichen ihre größte Intensität — und die der Rufreihe insgesamt — in den letzten Einzelrufen vor dem Beginn der Nachstoßerserie. Diese sind im folgenden etwas weniger intensiv als die vorhergehenden Hauptrufe mit Nachstoßelement, bleiben aber für einen erheblichen Teil der Serie ziemlich gleich laut und fallen dann erst mit den letzten Rufen im sich auflösenden Rhythmus deutlicher in ihrer Intensität zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend ab; bisweilen ist auch der abschließende Nachstoßer wieder etwas lauter. Von diesem arttypischen Intensitätsverlauf gibt es in vollausgebildeten Rufreihen kaum Abweichungen, abgesehen von den nicht seltenen Fällen einer Wiederaufnahme in der Nachstoßerserie, wie schon beschrieben, oder der alternierenden Abfolge von einigen Hauptrufen mit Nachstoßelement und Nachstoßern im Übergang zur abschließenden Nachstoßerserie. Schon geschlechtsreife Tiere bis zum Alter von ungefähr fünf Jahren zeigen bisweilen aber noch erhebliche Schwankungen der Lautstärke im Verlauf ihrer Rufreihen, diese gehen oft auch mit Abweichungen vom arttypischen Verlauf im Rhythmus und der Abfolge der einzelnen Rufformen einher. Die Dauer der Rufreihe des Löwen außerhalb des Chorgebrülls ist mit der wechselnden Anzahl der sie zusammensetzenden Einzelrufe recht unterschiedlich, sowohl innerartlich als auch für dasselbe Individuum. Die Rufreihen der männlichen Tiere scheinen allgemein länger zu sein als die

der Weibchen, die sich auch meist aus weniger Einzelrufen zusammensetzen. Andererseits können aber auch Rufreihen mit relativ wenigen Einzelrufen bei gedehnter Abfolge ziemlich lange dauern. Die Variationsbreite beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 25—90 sec, die meisten Rufreihen dauern zwischen 30 und 50 sec, im Durchschnitt 39,4 sec. SCHALLER (1972) gibt eine mittlere Rufreihendauer von 40 sec an, ULMER (1966) für die von ihm im Zoo beobachtete Löwengruppe eine durchschnittliche Chorgebrülldauer von 36,6 sec. Hier wäre an sich zu erwarten, daß dieser Wert durchweg größer ist als die Rufreihendauer eines einzeln rufenden Tieres. RESCHKE (1960) führt die Chorgebrülldauer mit 40—90 sec an, die Länge einer einzelnen Rufreihe mit 15—69 sec. Die Dauer der Einzelrufe und die Abstände zwischen ihnen verändern sich im Verlauf der Rufreihen des Löwen in arttypischer Weise. Die einleitenden Mauzer und/oder Hauptrufe mit Nachstoßelement sind durchweg zwischen 0,75—1,5 sec lang, die Pausen zwischen den einzelnen Rufen werden hier fortschreitend kürzer, am Beginn der Rufreihe können sie bis über 3 sec betragen. Die ersten lauteren Hauptrufe mit Nachstoßelement sind manchmal etwas länger als die einleitenden Rufe, werden dann aber mit ihrer schnelleren Abfolge auch fortschreitend kürzer bis ca. 0,8 sec. Die folgende Nachstoßerserie ist in einem Großteil ihres Verlaufs von ziemlich gleichbleibender Pausenlänge zwischen den Einzelrufen mit 0,5—0,7 sec, ebenso ist deren Dauer mit 0,3 bis 0,6 sec ziemlich gleichmäßig. Wieweit in diesen Merkmalen charakteristische Unterschiede zwischen den Individuen bestehen, ist anhand der bisherigen Beobachtungen noch nicht gesichert zu entscheiden. Ein Männchen hat allerdings in all seinen aufgezeichneten Rufreihen einen wesentlich schnelleren Rhythmus in der Nachstoßerserie als alle anderen Tiere. Zum Ende der Rufreihe hin löst sich allgemein der schnelle Rhythmus mit zunehmend größeren Pausenlängen auf (bis über 1 sec), auch die Dauer der Nachstoßer kann wieder zunehmen, in der Mehrzahl der Rufreihen werden sie jedoch fortschreitend kürzer.

Vorwiegend weniger intensive Rufreihen, oft auch mit Unregelmäßigkeiten in der Abfolge der Einzelrufformen, können erhebliche Abweichungen von diesem arttypischen Rhythmusbild aufweisen; kleinere Schwankungen im Verlauf der Veränderung der Ruf- und Pausenlängen in der Rufreihe treten jedoch vielfach auf. Eine Veränderung des Rufreihenrhythmus ergibt sich auch dann, wenn die Tiere, wie schon mehrfach erwähnt, innerhalb der Nachstoßerserie diese mit wieder gesteigerter Intensität der Einzelrufe und ihrer schnelleren Abfolge aufnehmen oder im Übergang zur Nachstoßerserie im Anschluß an jeden Hauptruf mit Nachstoßelement je einen Nachstoßer erzeugen. Wegen der begrenzten langfristigen Beobachtungsmöglichkeiten an Tieren dieses Alters ist es noch nicht hinreichend gesichert, wie lange adulte Löwenmännchen bis ungefähr zwischen 4. und 5. Lebensjahr noch relativ große Schwankungen im Rhythmus und in der Einzelruf-Zusammensetzung ihrer intensiven Rufreihen zeigen, die im weiteren Verlauf der Entwicklung dann regelmäßiger in ihrem Aufbau werden.

Der Rufreihenrhythmus des Löwen ist also arttypisch, bei allerdings auch einiger Varianz in den Rufserien desselben Tieres; eine individualtypische Ausbildung hierin ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht eindeutig zu klären. Kennzeichnende Merkmale könnten hier die Anzahl der Einzelrufe insgesamt und ihre relative Anzahl (Mauzer/Hauptrufe mit Nachstoßelement/Nachstoßer) in der strukturierten Rufreihe sein, damit zusätzlich auch in gewissen Grenzen ihre Dauer. In Betracht kommt auch die Geschwindigkeit der Abfolge der Einzelrufe, besonders in der

Nachstoßerserie. Einige wenige Individuen haben wahrscheinlich auch nahezu obligatorisch ausgebildet Vorstoßer in ihren Serien.

Im Verlauf der Rufreihe des Löwen bzw. eines ihrer Unterabschnitte, der Serie aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, verändern sich diese fortlaufend strukturell in arttypischer Weise. Die ersten, leiseren und die dann folgenden, zunehmend intensiveren Rufe weisen eine deutliche Gliederung in einen eher klangartigen Anfangsteil und das geräuschhafte Nachstoßelement auf (Längenverhältnis ca. 3:2) (s. Abb. 131—134). Im weiteren Verlauf der strukturierten Rufreihe wird jedoch die erste Rufhälfte fortschreitend reduziert, so daß die letzten, sehr intensiven Hauptrufe mit Nachstoßelement im wesentlichen nur noch aus dem Nachstoßelement bestehen (Längenverhältnis bei geringerer Dauer des Rufes bis ca. 1:9) (s. Abb. 135). Die ersten Nachstoßer nach diesen „Übergangsrufen" sind meist deutlich an ihrem geräuschhaften rauhen Charakter zu erkennen, sie sind zudem kürzer und fallen meist in ihrer Intensität etwas ab.

### 2.7.6 Puffing

Dieses Lautelement des Löwen ist nahezu allen bisherigen Beobachtern wegen seiner sehr geringen Intensität entgangen. Schaller (1972) beschreibt es bei einem von ihm aufgezogenen Jungtier, der von ihm gewählte Terminus wird beibehalten. Hemmer (1966) zitiert eine lautmalende Beschreibung von Staněk (1956), die sich sehr wahrscheinlich auf diesen Laut bezieht, von ihm aber zusammen mit anderen Angaben aus der Literatur fälschlicherweise als Prusten interpretiert wird. Im Verlauf dieser Untersuchung ließ sich das Puffing wiederholt bei adulten männlichen und weiblichen Tieren beobachten. Es besteht aus einer kurzen Folge sehr leiser und kurzer, geräuschhafter Einzellaute mit weichem Klang; der Höreindruck erinnert etwas an ein intensives Schnuppern.

Insgesamt dürfte das Puffing keine häufige Lautäußerung sein, einige Tiere zeigen jedoch eine relativ hohe Artikulationsrate, so besonders Junge führende Weibchen. Es bleibt zu bedenken, daß auch ein geschulter Beobachter es wahrscheinlich aus einer Entfernung von mehr als 5 Meter kaum bemerkt. Diesen Grund vermutet Schaller (1972) auch dafür, daß er in seinen Freilanduntersuchungen bei adulten Löwen diesen Laut nicht feststellen konnte. Die Körperhaltung bei der Artikulation des Puffing ist nicht fixiert, ebenso ist keine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung deutlich sichtbar, in relativ intensiveren Formen jedoch leicht angedeutet. Das Maul bleibt dabei geschlossen, die Oberlippen sind ganz wenig angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, dabei erweitern sich auch die Nasenlöcher geringfügig. Die Anteile kehliger und/oder nasaler Bildung und Ausformung dieses Lautelements sind nach den bisherigen Beobachtungen nicht zu bestimmen oder gegeneinander abzugrenzen. Schaller (1972, S. 104) spricht bei seinem Jungtier von „ . . . emitted one or two gentle ‚pfff-pfffs' through his lips . . . ". Nach dieser Aussage scheint es auch möglich, daß das Puffing ohne kehlige Lauterzeugung nur durch kurze Luftstöße zwischen den weitgehend geschlossenen Lippen hindurch erzeugt wird. Nach meinen Beobachtungen an adulten Löwen sind Luftstöße durch die Nase aber zumindest teilweise auch an der Artikulation dieser Lautäußerung beteiligt.

Sie ließ sich bei Löwen nie als Antwort auf eine Imitation des Lautes seitens des Beobachters hin auslösen, auch reagierten die Tiere in keinem der beobachteten Fälle auf das Puffing eines Artgenossen mit der gleichen Lautäußerung. Junge führende

Weibchen geben diesen Laut bisweilen ab, wenn man ihre Jungen von ihnen abtrennt und sie diese in der Nähe rufen hören, ebenso auch, wenn sich kleine Jungtiere zu weit von der Mutter entfernen. Meist tritt das Puffing dann in Lautfolgen aus Mauzern auf. Bei Männchen und Weibchen kommt es bisweilen in Situationen vor, in denen sich die vertrauten Tiere eines Paares oder einer Gruppe nach längerer Trennung wieder begegnen — bisher jeweils jedoch nur von einem der beteiligten Tiere beobachtet. Selten äußern miteinander spielende, adulte Löwen ebenfalls das Puffing. Nach den augenblicklich vorliegenden Beobachtungen kommt diesem Laut also eine lockende und/oder beschwichtigende Funktion zu. Die lautspektrographische Auswertung der Strukturmerkmale des Puffings ist bislang nicht möglich, da wegen seiner geringen Amplitude und der relativen Seltenheit des Lautes keine Tonbandaufnahmen ausreichender Qualität gelangen. Der Höreindruck läßt aber einige Schlüsse auf die Struktur des Puffing zu; es besteht aus kurzen, separaten Einzellautstößen, die einzelnen oder zu wenigen gereiht artikuliert werden. Die Reihung erscheint unregelmäßig. Die Frequenzverteilung dürfte überwiegend geräuschhaft spektral sein.

#### 2.7.7 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Auch hier kann nur eine allgemeine Beschreibung erfolgen, weil eine lautspektrographische Auswertung wegen der gleichzeitigen Lautartikulation von Männchen und Weibchen während der Paarung nicht möglich ist. Die Weibchen äußern meist beginnend mit dem Aufreiten des Männchens das Hitzegrollen. Es klingt weicher und weniger „staccato“ als das Grollen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens. Reschke (1960) bezeichnet es in Anlehnung an „gargling“ (Cooper 1942) als Gurgeln. Die Tiere können diese Lautform während der In- und Exspirationsphase erzeugen; letztere überwiegt. Im Ende der Kopula kann sich dieses Hitzegrollen mit zunehmendem, rauhen Staccato-Charakter zu einem fast röhrenden Grollen steigern, wenn sich das Weibchen gegen das Männchen herumwirft. Häufig gehen Paarungen zwischen miteinander vertrauten Tieren in der Hochbrunft aber auch ganz ruhig aus. Die Lautäußerung der männlichen Tiere setzt wahrscheinlich mit dem Moment der vollständigen Immissio Penis ein. Es ist ein mauzartiger Laut mittlerer Intensität, der gurgelnd und abgehackt klingt, manchmal zusammenhängend oder auch in wenigen Einzellauten geäußert. Das Männchen beendet seine Lautgebung mit dem Abspringen bzw. -steigen vom Weibchen.

## 3. Lautrepertoires der Hybriden

Die Besprechung der einzelnen Lautformen erfolgt nach dem gleichen Muster wie bisher bei den Arten. Tigons und Leopons konnte ich nicht selbst beobachten; das Tonbandmaterial mit ihren Lautäußerungen stellte Herr Professor Dr. Leyhausen mir zur Verfügung, wofür ich ihm auch an dieser Stelle noch einmal herzlich danken möchte.

### 3.1 Tigon

Der Auswertung liegt Tonbandmaterial von drei adulten Weibchen — schon in recht hohem Alter — zugrunde; das Lautgebungsverhalten der Tiere konnte ich nicht selbst beobachten. Hierzu ist im wesentlichen auf die ausführliche Untersu-

chung von LEYHAUSEN (1950) zurückgegriffen worden, auch bei HEMMER (1966) finden sich einige Angaben. Beide Autoren beschreiben als wesentliche Lautäußerungen der Tigons das Brüllen, meist in einer Folge von Einzelrufen. HEMMER (1966) betont ausdrücklich, daß die von ihm beobachteten Tigons keine Nachstoßer ausbildeten. Die vorhandenen Tonbandaufnahmen enthalten als Rufformen Hauptrufe mit Nachstoßelement und Nachstoßer, beide treten vornehmlich in Ruffolgen auf, die Ansätze zu einem „arttypischen" Aufbau zeigen.

3.1.1 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 145—152)

Diese meist laute Rufform ist deutlich zweiteilig aus einem helleren, klangartigen Anfangsteil und einer tieferklingenden, geräuschhaft rauhen zweiten Lauthälfte aufgebaut. In diesem zweiten Rufteil, dem Nachstoßelement, ist ein rhythmischer Intensitätswechsel gut hörbar. Die Tonhöhe dieser Rufform ist sehr variabel, auch bei demselben Individuum. Sie wird als Einzelruf oder arhythmisch gereiht, hauptsächlich jedoch in einer ansatzweise strukturierten Rufreihe — hier bisweilen zusammen mit einer weiteren Rufform — artikuliert. Zur allgemeinen Häufigkeit des Hauptrufes mit Nachstoßelement in der Lautgebung des Tigons ist keine Aussage möglich.

Die Körperhaltung bei der Rufartikulation und die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung beschreiben HEMMER (1966) und LEYHAUSEN (1950); die Tiere rufen überwiegend im Gehen, und eine Mitarbeit der Körpermuskulatur dabei ist nicht sichtbar. LEYHAUSEN (1950) bemerkt zur Auslösung dieser Rufform, daß die Tigons relativ häufig mit ihren Rufen auf die Rufreihen von Löwen antworten.

Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind vorwiegend von hoher Intensität, aber auch in Rufen geringer Lautstärke kann ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement ist deutlich zu hören, läßt sich jedoch im Lautspektrogramm strukturell kaum nachweisen. Häufig ist zwischen dem ersten und dem zweiten Rufteil ein starker Intensitätsabfall, besonders der Frequenzanteile oberhalb 1 kHz, für ca. 0,1 sec vorhanden, wodurch die Trennung von mehr klangartiger, heller erster Rufhälfte und dem tieferen, geräuschhaft rauhen Nachstoßelement noch stärker hervortritt. Bisweilen ist ein leiser, kurzer Anlaut ausgebildet.

Zur Dauer dieser Rufform des Tigons sind nur ungefähre Angaben möglich, weil alle Tonbandaufnahmen innerhalb von Gebäuden entstanden sind und damit die Messung durch den Halleffekt beeinträchtigt ist. Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind zwischen 0,9—2,2 sec lang, die Mehrzahl wohl um 1,6 sec. Relativ zur Gesamtruflänge ist der jeweilige Anteil der ersten mehr klangartigen Rufhälfte und des Nachstoßelements sehr variabel, beide Hälften sind unterschiedlich dehnbar. Das Längenverhältnis klangartiger Anfang/Nachstoßelement kann zwischen 3:1 bis 1:2 schwanken. Der Tigon bildet Hauptrufe mit Nachstoßelement hauptsächlich im Zusammenhang einer ansatzweise strukturierten Rufreihe aus, in der die Einzelrufe mit in typischer Weise sich verändernden Pausen aufeinanderfolgen. Eine exakte Messung der Wiederholungsrate in einem bestimmten Zeitintervall für diese Rufform ist wegen des Halleffekts nicht möglich, zudem sind die Tiere während der Lautgebung meist in Bewegung.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement kann sich aus Frequenzanteilen im Bereich von 0,15—7 kHz zusammensetzen, der Grad der Ausbildung der Anteile oberhalb

4 kHz ist jedoch sehr unterschiedlich. Die intensiven Frequenzanteile finden sich im wesentlichen unterhalb 2 kHz, die größte Amplitude erreichen Frequenzen unter 1 kHz meist bei 0,3 kHz; häufig liegt das Intensitätsmaximum im Übergang vom ersten Rufteil zum Nachstoßelement. Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform des Tigon nicht regelmäßig auf, ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist meist deutlich im wesentlich größeren Anteil hoher Frequenzen im Nachstoßelement, der Rufbeginn ist teilweise auf den Bereich unterhalb 2 kHz beschränkt. Die Frequenzverteilung läßt eine Gliederung in eine überwiegend klangartige erste Rufhälfte und das weitgehend spektral geräuschhafte Nachstoßelement erkennen, hier sind die Formanten nur partiell ausgebildet. Der Formantverlauf zeigt, mit einigen Variationen, im Anfang einen Bogen unterschiedlicher Überhöhung, der im zweiten Rufteil in einem nahezu geradlinigen Schenkel ausläuft. In den Rufen eines Individuums haben die Formanten im Rufbeginn noch einen zusätzlichen kleinen Aufwärtsbogen (s. Abb. 149, 150). Mit der schon angesprochenen großen Varianz in der Ausprägung des Hauptrufes mit Nachstoßelement beim Tigon ergeben sich auch deutliche Unterschiede im Hinblick auf den innerhalb einer Formante durchlaufenen Tonhöhenwechsel. Im Extremfall kann er in den schon erwähnten Rufen des einen Weibchens zwischen den relativ höchsten Anteilen am Rufanfang und den tiefsten am Ende 2:1 betragen, in anderen Rufen desselben Tieres ist er aber auch erheblich kleiner. Bei den Rufen der beiden anderen Weibchen finden sich die relativ höchsten Frequenzen im Verlauf einer Formante um die Mitte der ersten Rufhälfte, die tiefsten am Lautende, hier beträgt der Tonhöhenunterschied dann durchweg weniger als 4:3. Er ist im Höreindruck dadurch verstärkt, daß vom ersten Rufteil zum zweiten eine Verlagerung der Intensitäten von Formanten im Bereich über 0,6 kHz auf solche unterhalb 0,6 kHz stattfindet. Die Basalformante ist — in der Abbildung nicht sichtbar — meist zwischen 0,15—0,2 kHz ausgebildet und anfänglich von geringer, im Nachstoßelement von großer Intensität, hier jedoch weitgehend spektral überlagert. Unterhalb von 1 kHz finden sich zwischen 4 und 6 Formanten, die beiden basalen sind im ersten Rufteil von geringer Amplitude, ansonsten setzen sich alle aus intensiven Anteilen zusammen. Teilweise sind zwischen den Formanten geringe Frequenzanteile spektraler Verteilung vorhanden. Die Rufe des einen Tieres mit abweichendem Formantverlauf setzen sich innerhalb 1 kHz nur aus 2—3 Formanten zusammen. Der Formantquotient beträgt allgemein 1:2:3:4: . . .

3.1.2 Nachstoßer (s. Abb. 153, 154)

Die Nachstoßer sind Rufe geringer bis kaum mittlerer Lautstärke ganz überwiegend geräuschhaft rauhen Charakters, ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ist gut zu hören. Sie können wahrscheinlich einzeln im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement gerufen werden, treten vornehmlich jedoch als Element der in Ansätzen strukturierten Rufreihe des Tigons nach einer Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement und Rufen, die eine Übergangsform zwischen beiden Lautelementen darstellen, auf. Auch am Ende der Rufreihe sind Nachstoßer jedoch allgemein relativ selten, meist beschließt eine Folge von „Übergangsrufen" sie. Zur Rufhaltung und Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung sei ebenso wie zur Auslösung dieser Rufform des Tigons auf Leyhausen (1950) verweisen. Er bezeichnet die Lautäußerungen dieser Hybriden zusammenhängend als Brüllen.

Die Intensität der Nachstoßer ist niedrig bis selten mittel, der deutlich hörbare

rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf des Lautes ist strukturell im Lautspektrogramm kaum nachweisbar. Die Auswertung der Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer ist durch die schon mehrfach erwähnten Zusammenhänge beeinträchtigt, die sich bei der Aufzeichnung einer weniger intensiven Lautform neben wesentlich lauteren bei gleichbleibender Aussteuerung ergeben. Der erfaßbare Frequenzbereich der Nachstoßer enthält Anteile zwischen 0,15—3,5 kHz, alle Frequenzen größerer Amplitude finden sich unterhalb 1 kHz, die Intensitätsmaxima zwischen 0,2 bis 0,3 kHz. Die Auswertung der Rufdauer ist dadurch beeinträchtigt, daß alle Tonbandaufnahmen innerhalb von Gebäuden entstanden sind, gleiches gilt entsprechend für die Wiederholungsrate der Rufe in einem bestimmten Zeitintervall. Die Nachstoßer dürften zwischen 0,6—0,9 sec lang sein, als letzte Laute der in Ansätzen strukturierten Rufreihe des Tigons folgen sie einander in zunehmend größeren Abständen zwischen ca. 1—3 sec.

Die Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer weist keine regelmäßigen Lücken auf, sie ist im zeitlichen Verlauf weitgehend gleichbleibend. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend geräuschhaft spektral, nur im basalen Bereich sind einige Formanten stellenweise in ihrem Verlauf angedeutet. Aufgrund der Einschränkungen, die bei der Lautanalyse der Nachstoßer gegeben sind, ist nicht auszuschließen, daß es sich bei den als Nachstoßer eingestuften Rufen um Übergangsrufe mit nahezu völliger Reduktion des eher klangartigen Anfangsteils handelt, diese Hybriden also eventuell Nachstoßer nicht ausbilden können. Dieser Vorbehalt gilt auch hinsichtlich aller anschließenden Ausführungen zu diesem Lautelement beim Tigon.

3.1.3 Rufreihe (s. Abb. 155, 156)

Die vorherrschende Lautäußerung des Tigons ist eine Rufreihe, die Ansätze zu einem regelmäßigen Aufbau hinsichtlich der sie zusammensetzenden Rufformen und ihrer Abfolge, ihres internen Intensitätsverlaufs sowie der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf aufweist. Sie besteht aus ziemlich wenigen Einzelrufen, ist aber trotzdem wegen ihrer gedehnten Abfolge relativ lang; sie ist eine einstrophige, hetero- oder auch homotype Langfolge (Tembrock 1960 b). Das wesentliche Bauelement sind Hauptrufe mit Nachstoßelement, in denen zum Ende der Rufreihe hin das Nachstoßelement im Verhältnis zur Gesamtdauer des Rufes einen immer größer werdenden Anteil einnimmt, der mehr klangartige Anfangsteil ist reduziert; es handelt sich somit um Übergangsrufe. Abschließend sind manchmal ein oder zwei — kaum mehr — Nachstoßer ausgebildet. Einige Rufreihen setzen sich in Teilen ihres Verlaufs aus einer alternierenden Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement und Übergangsrufen zusammen. Angesichts der großen Varianz in der Ausprägung der Rufreihen auch desselben Individuums kann man die zusammenhängenden Lautfolgen des Tigons sicherlich nicht als einheitliche Lautgebilde („Gestalt") regelmäßigen Aufbaus auffassen, die Ansätze in dieser Richtung sind aber deutlich. Die Zahl der Einzelrufe in einer Lautfolge ist unterschiedlich und schwankt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 6—18, in der Mehrzahl um 10 Rufe, ist also relativ gering.

Die Körperhaltung bei der Artikulation der Rufreihe ist nicht fixiert. Die Tiere rufen vornehmlich in der Bewegung. Weitere Angaben, auch zu Auslösung und Funktion dieser Lautäußerung, sind wegen fehlender eigener Beobachtungen nicht möglich.

Die Rufreihe des Tigons ist insgesamt von hoher Intensität, läßt aber meist eine

ziemlich regelmäßige Veränderung der Lautstärke der Einzelrufe in ihrem Verlauf erkennen. Ein oder wenige einleitende Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von geringer, dann von schnell fortschreitend ansteigender Intensität; nach einigen Hauptrufen mit Nachstoßelement fast gleichbleibend hoher Amplitude fallen sie dann als Übergangsrufe in ihrer Lautstärke zum Ende der Rufreihe hin wieder ab. Die bisweilen vorhandenen wenigen abschließenden Nachstoßer sind durchweg nur von geringer Intensität. Setzt die Rufreihe sich zumindest teilweise aus Hauptrufen mit Nachstoßelement und Übergangsrufen in alternierender Folge zusammen, so erfolgt im Übergangsruf immer ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber dem vorhergehenden Hauptruf mit Nachstoßelement; daneben gibt es auch Rufreihen ziemlich gleichbleibender Intensität.

Angesichts der geringen Zahl der die Rufreihe des Tigons zusammensetzenden Einzelrufe ist sie trotzdem ziemlich lang, die Werte schwanken im vorhandenen Tonbandmaterial von 17—40 sec, die meisten Rufreihen dauern zwischen 20 bis 30 sec. Im Verlauf der Rufreihe zeigen die Längen der Rufe meist eine charakteristische Veränderung; die ersten einleitenden, leisen Hauptrufe mit Nachstoßelement dauern um 1,0—1,5 sec, die folgenden, sehr intensiven sind von ziemlich einheitlicher Dauer um 1,2—1,8 sec, die abschließenden Übergangsrufe sind ungefähr 0,8 sec lang. In ihnen beträgt das Längenverhältnis klangartiger Anfangsteil/Nachstoßelement bis zu ungefähr 1:10. Die manchmal vorhandenen Nachstoßer sind um 0,8 sec lang. Die Pausen zwischen den Einzelrufen im Verlauf der Rufreihe zeigen kein einheitliches Bild, einige Muster der Rufabfolge treten jedoch ziemlich regelmäßig auf: 1. nach einigen Rufen in ziemlich großem Abstand werden die Pausen fortschreitend kleiner, bleiben für einige Zeit ungefähr konstant und werden dann im Ende der Rufreihe wieder zunehmend größer; 2. alle Rufe folgen mit weitgehend gleichbleibenden Abständen aufeinander, nur die Abfolge der letzten ist etwas gedehnt; 3. die Pausen zwischen den Einzelrufen werden zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend kleiner, die letzten Rufe fallen dann wieder etwas ab. In den Rufreihen, die zumindest partiell aus einer alternierenden Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement und Übergangsrufen aufgebaut sind, ergibt sich insofern ein anderes Bild, als die Übergangsrufe nach einer Pause von ungefähr 0,5 sec auf den vorhergehenden Hauptruf mit Nachstoßelement folgen, danach ist dann der nächste wieder in einem Abstand von ungefähr 1 sec ausgebildet. Die Rufreihe des Tigon zeigt also besonders hinsichtlich ihres internen Intensitätsverlaufs und der Veränderung der Dauer der Einzelrufe, weniger ihrer rhythmischen Abfolge, einen ziemlich regelmäßigen Aufbau, man kann aber nicht von einer einheitlich strukturierten Rufreihe sprechen.

### 3.2 Leguar

Den Ausführungen liegen die Beobachtungen und Tonbandaufzeichnungen von einem männlichen Tier im Tierpark Salzburg-Hellbrunn zugrunde, das im Augenblick der einzige Hybride zwischen diesen beiden Elternarten auf der Welt sein dürfte. Bisher sind die Lautäußerungen der Leguare noch nicht in der Literatur beschrieben. Während des Beobachtungszeitraums war dieses Tier relativ ruffreudig, die vorherrschende Lautform war eine kurze, strukturierte Rufreihe, die sich im wesentlichen aus Vor- und Nachstoßern zusammensetzt; eine weitere Rufform ist der Hauptruf mit Nachstoßelement. Dieser konnte nicht auf Tonband aufgezeichnet werden. Alle Lautäußerungen waren von nicht mehr als mittlerer relativer Intensi-

tät. Bei der folgenden Merkmalsbeschreibung der einzelnen Lautformen ist zu bedenken, daß sämtliche Auswertungen auf dem Aufnahmematerial von nur einem Individuum basieren. Es ist keine Aussage darüber möglich, ob und wieweit seine Lautäußerungen für diese Hybriden charakteristisch sind. Die Veröffentlichung erscheint aber trotzdem sinnvoll, weil derartige Bastarde zukünftig sicher kaum häufiger für entsprechende Untersuchungen zugänglich sein werden.

3.2.1 Nachstoßer (s. Abb. 157, 158)

Diese Rufform bildet das wesentliche Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leguars. Sie ist kurz und weitgehend geräuschhaft rauh, ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ist meist zu hören. Die Nachstoßer treten hauptsächlich rhythmisch gereiht in der strukturierten Rufreihe, seltener auch einzeln im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement auf. Bei der Artikulation als Element der Rufreihe äußerte das Tier die Nachstoßer meist im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander bei gestrecktem Hals und leicht abwärts gesenktem Kopf. Das Maul ist während der Lauterzeugung nur geringfügig geöffnet. Die Oberlippen bedecken die oberen Caninen, die Mitarbeit der Körpermuskulatur beim Rufen ist deutlich. Bisweilen rief das beobachtete Tier die Nachstoßer in der strukturierten Rufserie auch im Sitzen oder bei geringer Intensität — dies besonders an ihrem Beginn und Ende — im Gehen. Hinweise auf Auslösung und Funktion der Nachstoßer sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der gegliederten Rufreihe des Leguars zu sehen und werden dort besprochen.

Die Intensität der Nachstoßer ist gering bis mittel, im vollrhythmischen Teil der Rufreihe ziemlich gleichbleibend. Der rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf dieser Rufform zwischen Phasen geringerer und größerer Amplitude ist teilweise deutlich zu hören und im Lautspektrogramm auch strukturell nachweisbar, allerdings unterschiedlich gut. Die Einzellautstöße größerer Intensität dauern um 0,02 sec, die Zwischenphasen geringerer Amplitude ungefähr 0,01 sec. Die Anzahl der Impulse in den Nachstoßern beträgt um 10 oder etwas mehr. Im Vollrhythmus der Rufreihe sind die Nachstoßer um 0,3 sec lang, am Anfang und Ende der Rufreihe können sie bis 0,6 sec gedehnt sein. In der regelmäßigen Abfolge der Nachstoßer innerhalb der Rufreihe dauern die Pausen zwischen den Einzelrufen 0,2 bis 0,3 sec, darin ist jeweils ein Vorstoßer ausgebildet; in einen Zeitraum von 2 sec fallen somit durchweg 4 Nachstoßer. Diese Rufform des Leguars setzt sich aus Frequenzen im Bereich zwischen 0,2—7 kHz zusammen, oberhalb 5 kHz sind aber nur wenige Anteile ausgebildet. Hohe Intensität erreichen die Frequenzen unter 2 kHz, die größte Amplitude Anteile zwischen 0,5—0,6 kHz. Lücken lassen sich in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform nicht regelmäßig feststellen. Während des gesamten Zeitverlaufs sind weitgehend die gleichen Frequenzen am Aufbau beteiligt. Ihr Einsetzen im Rufbeginn und Abbrechen am Ende erfolgt jeweils für alle Anteile nahezu simultan. Die Frequenzverteilung in den Nachstoßern des Leguars ist ganz überwiegend geräuschhaft spektral, nur stellenweise ist basal der Verlauf einiger Formanten noch ersichtlich.

3.2.2 Vorstoßer (s. Abb. 157, 158)

Die Vorstoßer sind neben den vorher besprochenen Nachstoßern das weitere Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leguars. Sie sind kurz und von sehr geringer Intensität, bei rauh geräuschhaftem Lautcharakter. Sie werden inspirativ während der Einatmungsphase zwischen den lauteren exspirativ artikulierten Nach-

stoßern erzeugt; es entsteht der Eindruck eines lauthaften Einatmens direkt im Anschluß an den Nachstoßer. Vorstoßer traten bei dem einen beobachteten Tier nur im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe auf, an deren Anfang und Ende fehlten sie bisweilen. Auch im Verlauf des vollrhythmischen Rufreihenabschnitts wechselte der relative Grad ihrer Ausbildung, bisweilen fehlten sie in kürzeren Rufreihen auch ganz. Da die Vorstoßer vornehmlich im vollrhythmischen Teil der Rufreihe ausgebildet sind, werden sie meist im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, gestrecktem Hals und leicht gesenktem Kopf erzeugt; manchmal auch im Sitzen oder Gehen. Das Maul ist nur wenig geöffnet, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Rufartikulation ist sichtbar, ist aber natürlich nicht vom Anteil der Einatmung zwischen den Nachstoßern zu trennen. Auslösung und Funktion der Vorstoßer sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der Rufreihe zu sehen und werden dort behandelt.

Die Intensität dieser Rufform ist sehr gering bis gering, teilweise bemerkt man sie kaum im schnellen Rhythmus der Rufreihe neben den wesentlich lauteren Nachstoßern. Ein interner rhythmischer Intensitätswechsel läßt sich strukturell im Lautspektrogramm für den Vorstoßer des Leguars kaum nachweisen, ist aber bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät deutlich zu hören. Je nach ihrer relativen Intensität sind die Vorstoßer zwischen 0,07—0,20 sec lang, im Vollrhythmus der Rufreihe finden sich bei voller Ausbildung innerhalb von 2 sec meist 4 Vorstoßer, die Pausen zwischen den Einzelrufen betragen um 0,4 sec. Sie sind in der Mitte zwischen zwei Nachstoßern oder vorherrschend direkt im Anschluß an einen Nachstoßer ausgebildet, oft auch an ihn gekoppelt. Bei der Auswertung der Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer des Leguars sei wieder darauf verwiesen, daß diese durch ihre Aufzeichnung neben den wesentlich lautstärkeren Nachstoßern innerhalb der Rufreihe beeinträchtigt ist. Der erfaßbare Frequenzbereich enthält in unregelmäßiger Verteilung Anteile von 0,4—5 kHz, alle intensiven finden sich unterhalb 1,5 kHz; die größte Amplitude ist meist zwischen 0,6—0,8 kHz erreicht.

Regelmäßige Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform des Leguars nicht auf. Sie ist wohl im Rufverlauf ziemlich gleichbleibend. Die Frequenzverteilung im Vorstoßer ist nahezu rein spektral.

3.2.3 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 157—160)

Die Rufreihe stellte im Beobachtungszeitraum die vorherrschende Lautäußerung dieses einen Hybriden dar. Einzelrufe waren selten. Sie ist relativ kurz und besteht in einheitlicher Weise aus Rufen, die in einem charakteristischen Rhythmus aufeinanderfolgen. Ihre Anzahl ist gering. Die Lauterzeugung in der Rufreihe erfolgt meist sowohl in der inspirativen als auch in der exspirativen Phase, in beiden wird je eine Rufform artikuliert; der Intensitätsunterschied zwischen beiden ist allerdings so groß, daß man in der schnellen Abfolge der Rufe die lauthafte Einatmung kaum wahrnimmt. Die Bauelemente der Rufreihe sind die exspirativen Nachstoßer und die inspirativen Vorstoßer in alternierender Folge. Je ein während der Ausatmungsphase erzeugter Nachstoßer und der in der dazugehörigen Einatmungsphase anschließend artikulierte Vorstoßer sind als eine „Lauteinheit“ aufzufassen. Entsprechend dem Charakter der sie zusammensetzenden Rufformen ist die Rufreihe geräuschhaft rauh in ihrem Klang. Man kann ihn wieder mit dem Geräusch einer in beiden Richtungen hin und her durch Holz geführten Säge vergleichen (Reschke 1960).

Als einleitender Ruf kann manchmal ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet sein; die wenigen beobachteten Rufreihen dieses Aufbaus konnten aber nicht auf Tonband aufgezeichnet werden. Soweit anhand der Lautäußerungen dieses einen Tieres überhaupt eine Aussage möglich ist, stellt die Rufreihe des Leguars ein einheitlich aufgebautes, zusammenhängendes Lautgebilde („Gestalt") dar, das bei aller Varianz einen typischen Aufbau hinsichtlich seiner Zusammensetzung aus bestimmten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf aufweist; sie ist eine heterotype einstrophige Langfolge (Tembrock 1960 b). Die Anzahl der Einzelrufe in einer Rufreihe ist variabel, vor allen Dingen ist auch der Grad der Ausbildung der Vorstoßer sehr unterschiedlich. Wertet man je einen Nachstoßer und den in der anschließenden Inspirationsphase erzeugten Vorstoßer als Lauteinheit, so enthalten die vorliegenden Rufreihen dieses einen Tieres zwischen 6 und 20 Rufen, vorwiegend um 12; manche bestehen nahezu nur aus Nachstoßern.

Der eine beobachtete Leguar war relativ ruffreudig und äußerte die Rufreihe mehrfach täglich. Meist rief er sie im Stehen mit jeweils Vorder- und Hinterbeinen nebeneinander, leicht gesenktem Kopf und gestrecktem Hals; bisweilen auch im Sitzen oder Gehen, letzteres häufiger im weniger intensiven und nicht vollrhythmischen Beginn und am Ende der Rufreihe. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist gut sichtbar; das Maul wird dabei nur wenig geöffnet; die Oberlippen bedecken die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge.

Die Rufreihenartikulation dieses einen männlichen Leguars schien während des Beobachtungszeitraumes meist dadurch ausgelöst zu sein, daß die Jaguare im Nachbargehege sich an ihren für ihn nicht einsehbaren Ruheplatz zurückgezogen hatten; dies geschah vorwiegend am späten Vormittag im Anschluß an die morgendliche Aktivitätsphase. Bald, nachdem die Jaguare sich dort niedergelegt hatten, begann der Leguar zu rufen und hörte wieder damit auf, sobald die Jaguare ihre Stereotypieläufe wieder aufnahmen. Dieses Rufverhalten des Hybriden war an den vier aufeinanderfolgenden Tagen, während der er kontinuierlich überwacht wurde, eindeutig. Soweit man aus diesen Beobachtungen auf eine Funktion der Rufreihe schließen kann, dürfte sie wohl u. a. im Dienste des Zusammenhalts miteinander vertrauter Tiere über größere Distanz stehen.

Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die Rufreihe des Leguars von weitgehend einheitlicher, mittlerer Intensität; diese wird durch die Lautstärke der Nachstoßer bestimmt. Die Vorstoßer sind von wesentlich geringerer Amplitude, allerdings im Verlauf der Rufreihe auch wechselnd. Leise Nachstoßer finden sich vorwiegend im Beginn und Ende der Rufreihe. Alle aufgezeichneten Rufreihen sind relativ kurz und schwanken in ihrer Dauer von ungefähr 6—11,5 sec bei unterschiedlicher Anzahl von Einzelrufen. Deren Dauer ist im vollrhythmischen Abschnitt der Rufreihe besonders für die Nachstoßer ziemlich gleichbleibend um 0,3 sec; die Vorstoßer sind wegen ihrer unterschiedlich intensiven Ausbildung in ihrer Dauer nicht so konstant; sie sind zwischen 0,07—0,20 sec lang. Die Abstände zwischen den einzelnen Nachstoßern sind mit 0,2—0,3 ebenso weitgehend gleichbleibend; die Pausen zwischen Vorstoßer und folgendem Nachstoßer betragen 0,04—0,12 sec, die zwischen Nachstoßer und anschließendem Vorstoßer 0,01—0,03 sec; oft sind beide auch gekoppelt, d. h. beim Leguar ist der Vorstoßer an den vorhergehenden exspirativen Nachstoßer angehängt. Das Tier holt also nach der exspirativen Lauterzeugungsphase lauthaft Luft. Im sich auflösenden Rhythmus der ausklingenden Rufreihe

können zwischen den einzelnen Nachstoßern Abstände bis zu 1,0 sec und mehr bestehen, auch im Beginn der Rufreihe ist ihre Abfolge manchmal etwas gedehnt. Das Rhythmusbild der strukturierten Rufreihe des Leguars wird durch die Art der Reihung der im Vergleich mit dem zweiten Bauelement, den Vorstoßern, wesentlich lautstärkeren Rufform, der Nachstoßer, bestimmt; es ist in allen Rufreihen weitgehend einheitlich.

### 3.3 Leopon

Für diese Hybriden liegen keine eigenen Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten vor; auch die Literatur enthält keine Beschreibungen hierzu. Die Auswertungen beruhen auf dem Tonbandmaterial von Rufen zweier männlicher und dreier weiblicher Tiere in verschiedenem Alter. Alle Leopons sind die Nachkommen desselben Elternpaares aus zwei Würfen im Hanshin Park Zoo, Japan. Die vorherrschende Lautäußerung dieser Hybriden ist eine ansatzweise strukturierte Rufreihe, die sich meist aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, Nachstoßern und Vorstoßern zusammensetzt. Vor allen Dingen Hauptrufe mit Nachstoßelement treten bisweilen auch einzeln oder zu wenigen gereiht auf, daran anschließend kann auch jeweils ein einzelner Nachstoßer ausgebildet sein. Sowohl die Rufreihen in ihrer Zusammensetzung als auch die Einzelrufe sind in ihrem Charakter individuell sehr variabel, zeigen andererseits aber mit zunehmendem Alter der Tiere deutliche Entwicklungstendenzen in ihrer Ausbildung. Diese Veränderung ist nach dem vorliegenden Material mit dem 7. Lebensjahr der Leopons noch nicht abgeschlossen, erstreckt sich also über einen ungewöhnlich langen Zeitraum.

#### 3.3.1 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 161—163, 167)

Diese Rufform des Leopon zeigt bei aller Varianz zwischen den einzelnen Individuen und auch bei demselben Tier grundsätzlich einen zweiteiligen Aufbau aus einer hellen, eher klangartigen ersten Lauthälfte und einem tieferklingenden, geräuschhaft rauhen zweiten Teil, dem Nachstoßelement, in dessen Verlauf teilweise ein rhythmischer Intensitätswechsel wahrnehmbar ist. Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine relativ kurze Rufform durchweg großer Lautstärke. Sie ist im wesentlichen als Element der ansatzweise strukturierten Rufreihe des Leopons ausgebildet, seltener auch als Einzelruf oder zu wenigen arhythmisch gereiht. Weil keine Beobachtungen möglich waren, sind Angaben zur Motorik bei der Lauterzeugung und zu Auslösung und Funktion dieser Lautform nicht möglich.

Die Intensität der Hauptrufe mit Nachstoßelement ist meist hoch, jedoch kann das Nachstoßelement auch in weniger intensiven Formen ausgebildet sein. Der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement ist strukturell im Lautspektrogramm kaum zu erkennen, läßt sich jedoch bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät deutlich hören. Die meisten Rufe erreichen ihr Intensitätsmaximum im Übergang vom ersten Rufteil zum Nachstoßelement, manchmal ist es auch in der ersten Lauthälfte ausgebildet. Die Auswertung der Zeitparameter für die Rufformen des Leopon ist dadurch beeinträchtigt, daß alle Tonbandaufnahmen von Lautäußerungen dieser Hybriden in Gebäuden entstanden sind, damit sind wegen des Halls exakte Messungen nicht möglich. Die Rufdauer dürfte zwischen 0,6 bis 1,3 sec betragen, bei der Mehrzahl 0,8—1,0 sec. Innerhalb von 2 sec rufen die Leopons im vollrhythmischen Abschnitt ihrer ansatzweise strukturierten Rufreihe höchstens zwei Hauptrufe mit Nachstoßelement, die Dauer der Pausen zwischen den

Einzelrufen beträgt dann um 0,2—0,3 sec. In dieser Rufform des Leopon können Frequenzen im Bereich zwischen 0,15 bis über 7 kHz ausgebildet sein, oberhalb 5 kHz sind jedoch manchmal nur wenige Anteile vorhanden. Die Frequenzen hoher Intensität finden sich durchweg unter 3 kHz, in einigen Rufen auch noch hinauf bis zu 4 kHz, die größte Amplitude erreichen die unterhalb 1 kHz zwischen 0,25 bis 0,65 kHz, in der Mehrzahl der Rufe unter 0,45 kHz. Regelmäßige Lücken treten im Frequenzaufbau der Hauptrufe mit Nachstoßelement nicht auf. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Rufverlauf ist deutlich in der stärkeren Ausbildung hoher Anteile in der zweiten Lauthälfte, dem Nachstoßelement. Im Rufbeginn setzen alle wichtigen Frequenzanteile unterhalb 3 kHz ziemlich simultan ein, höhere folgen sukzessive. Zum Abbrechen der Frequenzen am Rufende ist wegen des Halleffekts keine Aussage möglich. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist — bei großen individuellen Unterschieden — in der ersten Lauthälfte eher klangartig mit Bereichen stellenweise spektraler Überlagerung und im Nachstoßelemente nahezu rein geräuschhaft spektral; hier ist nur basal der Verlauf einzelner Formanten noch teilweise angedeutet. Die allgemeine Formantform ist ein Bogen unterschiedlicher Überhöhung in der ersten Rufhälfte, der in einem fast geradlinigen Schenkel zum Rufende hin ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist in den einzelnen Rufen unterschiedlich groß und beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten im Rufbeginn, bisweilen auch am -ende, maximal 3:2, in der Mehrzahl der Rufe ca. 4:3. Die Basalformante ist überwiegend intensiv zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet, hat aber teilweise auch noch höherfrequente Anteile; tiefere Frequenzen unterhalb 0,2 kHz sind mit geringer Intensität und spektraler Verteilung vorhanden. Im Bereich unter 1 kHz sind 3—4 meist intensive Formanten ausgebildet; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . Zwischen den Formanten sind teilweise spektrale Frequenzanteile geringer Amplitude vorhanden.

3.3.2 Nachstoßer (s. Abb. 164, 165)

Der Nachstoßer ist eine kurze Rufform unterschiedlicher Lautstärke mit dunklem, tief geräuschhaft rauhen Klang. Ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zwischen Phasen größerer und kleinerer Amplitude ist zu hören. Nachstoßer treten vornehmlich am Ende der in Ansätzen strukturierten Rufreihe des Leopon auf, können aber auch im Anschluß an einen einzelnen Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet sein. Insgesamt bestehen große individuelle Unterschiede hinsichtlich des Auftretens von Nachstoßern in der Rufreihe und ihrem relativen Anteil an deren Zusammensetzung; beides verändert sich mit zunehmendem Alter der Tiere. Aussagen zur Motorik bei der Lautäußerung und zu Auslösung und Funktion dieser Rufform sind aus den schon erwähnten Gründen nicht möglich.

Die Intensität dieser Rufform des Leopon ist gering bis mittel, im Verlauf der Rufreihe zu deren Ende hin sind sie von abnehmender Lautstärke. Der interne rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßer ist strukturell kaum im Lautspektrogramm nachweisbar, aber meist deutlich auch vom menschlichen Ohr wahrnehmbar. Wie schon bemerkt, ist die Auswertung der Zeitparameter nur angenähert möglich. Die Dauer der Nachstoßer ist unterschiedlich, jedoch nahezu durchgehend zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend abnehmend, von ca. 0,9 sec bis ungefähr 0,5 sec. Ziemlich einheitlich ist diese Abfolge der Einzelrufe aber erst bei den Hybriden im Alter von etwa 8—9 Jahren, hier werden die Pausen zwischen den einzelnen Nach-

stoßern zum Ende der Rufreihe hin auch immer größer. Bei jüngeren Tieren treten in diesem Merkmal große Schwankungen auf. Die ersten Nachstoßer als Abschluß der Rufreihe sind noch rhythmisch mit weitgehend gleichbleibendem Abstand von jeweils ca. 0,2—0,3 sec gereiht, die Pausen zwischen den Einzelrufen werden zum Ende der Rufreihe hin zunehmend länger und können dann bis etwa 0,8 sec betragen.

Diese Rufform des Leopon setzt sich aus Frequenzanteilen im Bereich von 0,15 bis 7 kHz zusammen; oberhalb 5 kHz sind nur vereinzelt Anteile vorhanden. Die intensiven finden sich unterhalb 4 kHz, die größte Amplitude liegt in der Mehrzahl der Rufe zwischen 0,2—0,3 kHz. Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung des Nachstoßers nicht regelmäßig auf; sie ist im gesamten zeitlichen Verlauf des Rufes weitgehend gleichbleibend; Rufbeginn und -ende weisen nahezu simultanes Einsetzen bzw. Abbrechen der am Aufbau beteiligten Frequenzen auf. Die Frequenzverteilung ist überwiegend geräuschhaft spektral, besonders im intensiven Basalbereich unter 1 kHz können jedoch einzelne Formanten teilweise ausgebildet sein; sie lassen einen schwach gekrümmten Bogenverlauf erkennen. Der interne Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf ist anhand des Lautspektrogramms nicht meßbar. Die vorwiegend intensive Basalformante findet sich zwischen 0,2 und 0,25 kHz, ist aber stellenweise von noch tieferen, spektral zusammengesetzten Frequenzanteilen überlagert. Unterhalb 1 kHz sind partiell nicht mehr als drei Formanten ausgebildet; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3.

### 3.3.3 Vorstoßer (s. Abb. 164—167)

Der Vorstoßer ist eine kurze, geräuschhafte Lautform rauhen Charakters und geringer Intensität; sie wird inspirativ erzeugt. Bisweilen ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zu hören. Sie tritt — bei allerdings erheblicher individueller Varianz — im Zusammenhang der ansatzweise strukturierten Rufreihe des Leopon auf. Hier sind Vorstoßer vornehmlich im intensiven und weitgehend rhythmischen Abschnitt zusammen mit Nachstoßern ausgebildet, seltener auch mit Hauptrufen mit Nachstoßelement. Es entsteht der Eindruck, als ob die Tiere im Vorstoßer vor dem anschließenden intensiveren Ruf lauthaft Luft holen. Aus den schon erwähnten Gründen kann ich die Motorik bei der Lauterzeugung sowie Auslösung und Funktion dieser Rufform nicht besprechen.

Die Intensität der Vorstoßer ist sehr gering bis gering. Der interne rhythmische Intensitätswechsel ist im Lautspektrogramm strukturell nicht ausgeprägt, läßt sich aber in den relativ intensiveren Formen bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät hören. Die Auswertung der Zeitparameter unterliegt den Einschränkungen, die sich bei der Lautaufzeichnung innerhalb von Gebäuden ergeben; der Halleffekt führt zudem dazu, daß Vorstoßer im lautspektrographischen Bild mit dem anschließenden Laut verschmolzen sind.

Die Dauer der Vorstoßer beträgt je nach dem Grad ihrer Ausbildung etwa 0,075 bis 0,25 sec. In dem Teil der Rufreihe, der mit nahezu gleichen Pausen zwischen den Einzelrufen ziemlich einheitlicher Dauer und Intensität die deutlichste rhythmische Gliederung aufweist, dürften die einzelnen Vorstoßer ungefähr im Abstand von 0,7 bis 1,0 sec aufeinander folgen. Die Auswertung der Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer ist wegen ihrer ursprünglichen Aufzeichnung neben wesentlich lautstärkeren Rufformen beeinträchtigt. Im Lautspektrogramm sind Anteile zwischen 0,15 und 4,0 kHz nachweisbar; die intensiven finden sich unterhalb 2 kHz; die größte

Amplitude ist um 0,3 kHz erreicht. Soweit in dieser Hinsicht eine Aussage möglich ist, erscheint die Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer im zeitlichen Verlauf ziemlich gleichbleibend und ohne Lücken. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform des Leopon ist ganz überwiegend spektral.

3.3.4 Rufreihe (s. Abb. 168, 169)

Eine in Ansätzen strukturierte Rufreihe stellt die vorherrschende Lautäußerung des Leopon dar. Sie zeigt in ihrer Ausbildung im Verlauf der Entwicklung auch der schon adulten Tiere noch erhebliche Veränderungen. Die Leopons sind die einzigen Hybriden in dieser Untersuchung, für die Tonbandmaterial mit Rufen unterschiedlich alter Tiere vorliegt. Neben dieser „vertikalen" Veränderung sind die Rufreihen der einzelnen Tiere in ungefähr gleichem Alter teilweise auch recht unterschiedlich aufgebaut, ebenso variieren auch die Rufreihen desselben Individuums in ihrer Ausprägung. Insgesamt lassen sich aber doch gewisse, einheitliche Merkmale für Tiere gleichen Alters festhalten. Die Ruffolgen sind durchweg intensiv und von unterschiedlicher Dauer, bisweilen auch recht kurz. Je nach ihrer wechselnden Zusammensetzung sind sie auch in ihrem Klangcharakter variabel. Meist sind zumindest in ihrem Beginn einige Rufe mehr klangartigen Aufbaus vorhanden; das Ende der Rufreihe ist vorherrschend geräuschhaft rauh. Als Einzelrufformen innerhalb der Ruffolge treten Hauptrufe mit Nachstoßelement, Nachstoßer und Vorstoßer auf; die beiden letzten vorwiegend in ihrer zweiten Hälfte. Insgesamt ist der relative Anteil der verschiedenen Rufe am Rufreihenaufbau wechselnd, einige bestehen überwiegend aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, andere nahezu nur aus Vor- und Nachstoßern. Auch hier sind zwischen den Tieren im Alter von ca. 6 und denen von ungefähr 9 Jahren Unterschiede festzustellen, indem der Anteil der Vor- und Nachstoßer am Rufreihenaufbau bei den jüngeren Tieren größer ist als bei den älteren; dort sind relativ mehr Hauptrufe mit Nachstoßelement ausgebildet. Ebenso sind bei den älteren Leopons im mittleren Abschnitt der Rufreihe die Übergangsrufe (s. Abb. 166) häufiger — Hauptrufe mit Nachstoßelement mit im Verlauf der Rufreihe fortschreitend reduziertem klangartigen Anfangsteil bei ebenfalls abnehmender Ruflänge. Insgesamt kann man bei der Ruffolge des Leopons nicht von einem einheitlichen Lautgebilde („Gestalt") sprechen, obwohl deutliche Ansätze in Richtung auf eine typische Ausbildung hinsichtlich der am Aufbau beteiligten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf vorhanden sind. Man darf diese Rufreihen als Zwischenformen zwischen ungegliederten und strukturierten Lautfolgen ansehen, wobei die Ausprägung den letzteren näherkommt. Die Anzahl der Rufe in einer solchen Folge ist recht unterschiedlich und schwankt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 8—28, dabei sind Nachstoßer bzw. Hauptruf mit Nachstoßelement und der in der dazugehörigen Inspirationsphase erzeugte Vorstoßer als Lauteinheit betrachtet. Wegen der schon erheblichen Varianz in den Rufreihen desselben Individuums erscheint es nicht sinnvoll, eine durchschnittliche Anzahl von Einzelrufen pro Rufreihe anzugeben. Ebenso ist, wie bereits erwähnt, der relative Anteil der verschiedenen Rufformen an der Rufreihenausbildung stark schwankend. Weil eigene Beobachtungen nicht möglich waren, fehlen wie auch bei den vorher besprochenen Lautformen folgende Kriterien der Beschreibung: allgemeine Häufigkeit, Motorik der Lauterzeugung, Auslösung und Funktion. Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die Rufreihe der Leopons von hoher Intensität, weist aber in ihrem Verlauf eine ziemlich

regelmäßige Veränderung der Lautstärke der Einzelrufe auf; auch in diesem Merkmal ergeben sich einige Unterschiede zwischen den Tieren verschiedenen Alters. Bei den älteren Leopons scheint es durchgehend einheitlicher ausgeprägt zu sein. Ein oder wenige einleitende Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von geringer Amplitude, manchmal fehlen sie allerdings auch, und die Rufreihe setzt gleich relativ laut ein. Die anschließenden sind von schnell ansteigender und dann fast gleichbleibend hoher Intensität; vor diesen und den anschließenden Übergangsrufen sind bisweilen auch Vorstoßer ausgebildet. Mit einigen Übergangsrufen und der abschließenden Folge von Vor- und Nachstoßern fällt die Lautstärke dann allmählich wieder ab. Dabei ist zu bedenken, daß die Vorstoßer von wesentlich geringerer Intensität als die Nachstoßer sind, die Lautstärke dieses Rufreihenabschnitts also von den letzteren bestimmt ist. Rufreihen jüngerer Tiere, die weitgehend aus einer alternierenden Folge von Vor- und Nachstoßern bestehen, können auch von ziemlich gleichbleibender Intensität sein — dabei ist die Intensität der beiden Einzelrufformen getrennt zu betrachten.

Die Dauer der Rufreihen bewegt sich je nach der Anzahl der sie zusammensetzenden Einzelrufe zwischen ungefähr 7—30 sec, also über einen erheblichen Bereich. Weil selbst die Rufreihen desselben Individuums wegen ihrer unterschiedlichen Zusammensetzung in ihrer Länge erheblich variieren, erscheint es wenig sinnvoll, eine mittlere Rufreihendauer anzugeben. Die Einzelruflängen zeigen im Verlauf der Rufreihe eine annähernd regelmäßige Veränderung; auch hier hat es nach dem vorliegenden Tonbandmaterial den Anschein, daß die älteren Tiere in der Ausprägung dieses Merkmals eine größere Einheitlichkeit zeigen als die jüngeren. Die ersten in ihrer Intensität ansteigenden Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von fortschreitend zunehmender Dauer, werden dann aber ungefähr in den lautesten Rufen des Rufreihenverlaufs wieder kürzer, was sich in den Übergangsrufen und den Vor- und Nachstoßern (beide in jeweils einer zusammengehörigen In- und Exspirationsphase erzeugten Laute als Einheit gewertet) zum Ende der Rufreihe hin fortsetzt. Die einleitenden Hauptrufe mit Nachstoßelement dauern um 1,0 sec, die folgenden werden dann bis ca. 1,3 sec lang, dann werden sie wieder kürzer. Die letzten Nachstoßer in der Rufreihe — hier sind meist keine Vorstoßer mehr ausgebildet — dauern um 0,5—0,6 sec.

Die Pausen zwischen den Einzelrufen lassen hinsichtlich ihrer regelmäßigen Veränderung im Ablauf der Rufreihe eine ähnliche Beziehung zum Alter der Tiere erkennen wie die Dauer der Einzelrufe. Die Abstände zwischen den einleitenden Hauptrufen mit Nachstoßelement werden von 0,4—0,6 sec fortschreitend kürzer, bleiben dann aber zwischen den weiteren Hauptrufen mit Nachstoßelement, einschließlich der Übergangsrufe, und den ersten Vor-/Nachstoßern ziemlich gleichlang um 0,2—0,3 sec. Die Abfolge der letzten Vor-/Nachstoßer ist dann wieder zunehmend gedehnt mit Pausen zwischen den Einzelrufen bis zu 0,8 sec am Ende der Rufreihe.

## 4. Ontogenese der Lautgebung

Die Materialsammlung zur Ontogenese des Lautgebungsverhaltens der Arten dieser Untersuchung ist noch lückenhaft, es erscheint aber trotzdem sinnvoll, die Ergebnisse der Auswertung der bisher erfaßten Lautformen vorzulegen und in die Er-

örterungen einzubeziehen[1]. Für die einzelnen Arten ist Material in sehr unterschiedlicher Fülle vorhanden, auch gelang es kaum, die Stimmentwicklung eines Tieres über einen längeren Zeitraum als ein halbes Jahr kontinuierlich zu verfolgen. Ebenso wie bei den adulten Tieren bleiben alle Lautäußerungen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens wie Fauchen, Spucken u. ä. unberücksichtigt. Lautformen, die beobachtet wurden, aber nicht auf Tonband aufgezeichnet werden konnten, sind mit angeführt. Die Ausführungen beziehen sich nur auf gesicherte Beobachtungen, so daß Diskontinuität im Auftreten eines Lautelements und der Zeitpunkt, für den es erstmals im Verlauf der Ontogenese erwähnt ist, den Stand der Materialsammlung widerspiegeln und nicht in jedem Fall auch den tatsächlichen Entwicklungsablauf.

Die Besprechung ist im folgenden so aufgebaut, daß die Ontogenese der Lautgebung für jede Art einzeln durch alle Altersklassen hindurch behandelt ist — soweit Aufnahmen dazu vorhanden sind —, innerhalb jeder Altersklasse jede Lautform gesondert. Lautelemente, die im Verlauf der Entwicklung der Jungtiere nur geringfügige Veränderungen durchlaufen, sind geschlossen für den gesamten Entwicklungsablauf besprochen.

### 4.1 Puma *(Puma concolor)*

Tembrock (1970) gibt eine tabellarische Zusammenstellung der Lautäußerungen junger Pumas nach unveröffentlichten Untersuchungen von Wolter und Linke (1967). Das in dieser Arbeit hierzu ausgewertete Tonbandmaterial ist recht umfangreich und umfaßt die Stimmentwicklung junger Pumas außer der Altersklasse V, Aufnahmen aus der späten AK IV gegen Ende des ersten Lebensjahres sind ebenfalls kaum vorhanden. Die Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten der Jungtiere sind zahlreich.

#### 4.1.1 Altersklasse I

Während der ersten Lebenstage äußern die Jungtiere im wesentlichen nur eine Rufform, das geräuschhaft weinerliche Quärren. Es ist vorwiegend intensiv. Schon nach einigen Tagen zeigt es deutliche Ansätze zu einer eher klangartigen Ausbildung.

##### 4.1.1.1 Quärren (s. Abb. 170—172)

Diese Rufe sind hell geräuschhaft und rauh in ihrem Charakter. Sie sind durchweg kurz, können aber auch gedehnt werden. Neben lautstarken Formen kommen auch weniger intensive vor, ebenso sind interne Intensitätsschwankungen in gedehnten Lauten möglich. Allgemein rufen die Jungtiere nicht häufig, zwischen den einzelnen Individuen bestehen hier jedoch erhebliche Unterschiede. Bei der Artikulation dieses Lautelements mit voller Intensität ist das Maul weit aufgerissen, und die Körpermuskulatur zieht sich deutlich sichtbar zusammen. In Anbetracht der noch unterentwickelten Motorik rufen die Jungen im Liegen oder Umherkrabbeln. Die auslösenden Reize für das Quärren sind vielfältig: Hunger, Kälte, andauernder Verlust

---

[1]) Nach Abschluß des Manuskriptes erschien eine Untersuchung zur Lautgebung der Hauskatze im Zusammenhang der Jungenaufzucht, die auch die Lautäußerungen der Jungtiere behandelt (Härtel 1975). Darin ergeben sich einige Parallelen zu den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit.

des Körperkontaktes mit dem Muttertier und/oder Wurfgeschwister(n). Die Funktion dieser Lautäußerung dürfte darin liegen, Fürsorgehandlungen der Mutter auszulösen, dies sicherlich auch trotz der unter Zoobedingungen (und wohl bisweilen auch im Freiland) bei allen Arten dieser Untersuchung nicht seltenen Erfahrung, daß Weibchen ihre Jungen nach der Geburt auch bei heftigem und andauerndem Rufen vernachlässigen oder sich gar nicht um sie kümmern. Andererseits ließ sich wiederholt durch Abspielen dieser Jungtierlaute vom Tonband besonders bei führenden Muttertieren anhaltende Aufmerksamkeit in Richtung der Schallquelle auslösen.

Die Intensität des Quärrens schwankt über einen erheblichen Bereich, vornehmlich ist es jedoch von einer angesichts der geringen Körpergröße der Jungtiere erstaunlichen Lautstärke. Starke interne Intensitätsschwankungen sind nach dem bisher vorliegenden Tonbandmaterial in dieser Rufform nicht ausgebildet; sie setzt meist mit hoher Amplitude ein.

Die Ruflänge beträgt zwischen 0,25—0,7 sec, die Mehrzahl ist unter 0,4 sec lang; aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen konnten bisher nicht beobachtet werden. Das Quärren wird häufig in Lautfolgen gereiht geäußert, dabei sind jedoch zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Abstände ausgebildet. Die Frequenzzusammensetzung dieser Rufform ist sehr variabel; es können Anteile im Bereich zwischen 0,3 — über 7 kHz ausgebildet sein; die meisten Rufe sind auf Frequenzen oberhalb 2,5 kHz beschränkt. Intensiv sind dabei diejenigen von 3 bis 6 kHz, die relative Amplitude noch höherer Anteile ist unterschiedlich. Das Intensitätsmaximum im Frequenzaufbau findet sich zwischen 4 und 5 kHz. Die Frequenzzusammensetzung der Rufe ist praktisch im gesamten Zeitverlauf gleichbleibend mit beinahe simultanem Einsetzen der Anteile im Rufbeginn und gleichartigem Abbrechen am Ende; durchgehende Lücken sind nicht regelmäßig ausgebildet. Die Frequenzverteilung im Quärren ist während der ersten Lebenstage überwiegend geräuschhaft spektral, schon bald zeigen sich jedoch deutliche Ansätze zu einem mehr klangartigen Aufbau.

#### 4.1.2 Altersklasse II

Die Rufe der Jungtiere werden mit zunehmendem Alter fortschreitend klangartiger. Diese Entwicklung setzt schon am Ende der Altersklasse I ein; sie sind als Vogelrufe einzuordnen. Das Quärren in seiner typischen Ausbildung wurde nicht über den ersten Lebensmonat hinaus beobachtet.

##### 4.1.2.1 Vogelruf (s. Abb. 175—181)

Die Vogelrufe sind in ihrer Mehrzahl klangartig, sehr hell und relativ kurz. Sie erinnern an hohe Pfeiftöne oder helle Vogellaute. Die Tiere werden mit zunehmender Mobilität ruffreudiger. Die jungen Pumas äußern diese Lautform in beliebiger Körperhaltung; eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den relativ intensiven Formen sichtbar; sehr unterschiedlich mit der wechselnden Lautstärke der Rufe ist auch die Maulöffnung bei ihrer Artikulation; sie wird weiter mit zunehmender Intensität. Als auslösende Reize für die Vogelrufe in diesem Alter lassen sich ebenfalls Hunger, Unterkühlung, längere Trennung vom Muttertier und/oder Wurfgeschwister(n) u. a. nennen. Hinzu kommen Vogelruf oder Mauzer des Muttertiers (oder auch anderer adulter Pumas) sowie die gleiche Lautform der Wurfgeschwister. Alle werden mit großer Regelmäßigkeit von den Jungtieren beantwortet. Die aus diesen Beobachtungen ableitbaren Funktionen des Vogelrufes

bestehen einmal wohl weiterhin darin, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, andererseits aber auch mit der zunehmenden Mobilität der Jungen den Zusammenhalt sowohl der Wurfgeschwister untereinander als auch mit der Mutter aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Vogelrufe ist über einen großen Bereich variabel, ein zunehmend geräuschhafter Charakter mit wachsender Lautstärke ist wahrscheinlich. Die Intensitätsverteilung im Zeitverlauf der Rufe ist ziemlich gleichmäßig. Die Rufdauer schwankt zwischen 0,25—0,5 sec. Die Vogelrufe werden häufig gereiht und können recht schnell aufeinander folgen, zwischen den Einzelrufen bestehen jedoch keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich dieser Lautform umfaßt im wesentlichen Anteil von 2 bis über 7 kHz; tiefere Frequenzen sind nur vereinzelt vorhanden, unterschiedlich ist auch der Grad der Ausbildung derjenigen oberhalb 5 kHz. Die Anteile großer Amplitude finden sich zwischen 3—5 kHz, teilweise auch noch darüber; das Intensitätsmaximum liegt vorwiegend zwischen 3—4 kHz, in einigen Rufen aber auch bis hinauf zu 4,6 kHz. Bis auf den meist durchgehend fehlenden basalen Bereich finden sich keine regelmäßigen Lücken in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufe. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf zeigt in den einzelnen Lauten einige Unterschiede. Ziemlich einheitlich setzen alle Anteile im Rufbeginn fast simultan ein; er ist reich an hohen Frequenzen. Das Rufende ist im wesentlichen auf den intensiven Bereich zwischen 2—4 kHz beschränkt und bricht nicht so abrupt ab. Manche Rufe lassen eine leichte Bogenform in der zeitlichen Anordnung ihrer Frequenzanteile erkennen. Die Frequenzverteilung ist in der Mehrzahl der Rufe klangartig, es liegen aber auch solche überwiegend spektraler Zusammensetzung vor. Der Formantverlauf zeigt trotz stellenweise spektraler Überlagerung deutlich eine Bogenform, die jedoch einigen Abwandlungen unterliegen kann. Der innerhalb derselben Formante im Rufverlauf überwundene Tonhöhenunterschied ist teilweise erheblich; in den meisten Lauten liegen Rufbeginn und -ende für dieselbe Formante ungefähr im gleichen Frequenzbereich; die Rufmitte enthält in der Bogenwölbung ihre relativ höchsten Anteile. Der Tonhöhenwechsel zwischen diesen Stellen dürfte höchstens 1:2:1 betragen, in der Mehrzahl der Rufe wohl weniger. Die Basalformante ist im Bereich zwischen 2—4 kHz ausgebildet und enthält meist die intensivsten Anteile in der Rufzusammensetzung; die nächsthöheren fallen in der Amplitude ihrer Frequenzanteile dagegen durchweg deutlich ab. Neben einer Formante, deren Anteile sich zu denen der Basalformante wie 2:1 verhalten — also die erste Harmonische —, sind zwischen diesen beiden manchmal noch Nebenformanten unterschiedlicher Anzahl und geringer Intensität ausgebildet. Daneben kommen auch Vogelrufe mit anderem Formantaufbau vor.

#### 4.1.3 Altersklasse III

Mit der fortschreitenden Entwicklung bleiben die Vogelrufe als einzige Rufform junger Pumas weiterhin erhalten.

#### 4.1.3.1 Vogelruf (s. Abb. 182—189)

Diese Laute bleiben überwiegend klangartig und sehr hell, einem hochfrequenten Pfeifen ähnlich. Sie nehmen in ihrer Häufigkeit noch zu. Oft rufen die Jungtiere jetzt auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur beim Rufen ist nur in den intensiven Formen schwach ausgebildet. Die Maulöffnung ist sehr unterschiedlich, von nur ganz leicht

angehobenen Oberlippen bei praktisch geschlossenen Kiefern bis zu voller Öffnung und zurückgezogenen Oberlippen, so daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge sichtbar sind. Dabei scheint eine zunehmende Maulöffnung mit steigender Lautstärke der Rufe gekoppelt zu sein, wahrscheinlich nehmen die intensiveren Rufe auch in ihrem klanghaften Charakter fortschreitend ab. Als wichtiger auslösender Reiz für die Artikulation des Vogelrufes ist bei jungen Pumas auch dieses Alters dieselbe Lautäußerung eines anderen Jungtieres zu nennen; gleiches gilt für den entsprechenden Laut adulter Tiere, ebenso deren Mauzer. Jungpumas dieses Alters beantworten nahezu jeden Vogelruf oder Mauzer eines Artgenossen, ebenso Imitationen des Vogelrufes seitens des Beobachters. Die Jungtiere rufen auch, wenn man sie vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern trennt, desgleichen äußern sie Vogelrufe, wenn sie nach der Trennung wieder zusammenkommen. Die Funktion dieser Lautform ist bei jungen Pumas dieser Altersstufe damit wohl primär darin zu sehen, daß sie dazu dient, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier aufrechtzuerhalten und dessen Fürsorgereaktionen auszulösen.

Die Intensität der Vogelrufe ist über einen großen Bereich variabel, insgesamt ist sie aber nicht mehr als mittel. Auch hier ist es wahrscheinlich, daß mit zunehmender Lautstärke der Rufe ihr klangartiger Aufbau zurückgeht. Intensive Formen können bisweilen geringfügig gedehnt sein.

Die Intensitätsverteilung im Zeitverlauf ist weitgehend gleichmäßig; im Rufbeginn ist sehr schnell eine hohe Amplitude erreicht; am Lautende ist der Intensitätsabfall nicht so abrupt. Im vorliegenden Tonbandmaterial schwankt die Dauer der Rufe zwischen 0,25—0,75 sec, die kürzeren sind eher klangartig in ihrem Aufbau. Sind mehrere Vogelrufe zu einer Lautfolge gereiht, so ist diese in ihrer Abfolge arhythmisch. Die Frequenzzusammensetzung der einzelnen Vogelrufe ist recht unterschiedlich, allgemein können Anteile im Bereich von 1—7 kHz ausgebildet sein. Besonders variabel ist das Vorhandensein basaler Frequenzen und solcher oberhalb 6 kHz. Auffällig ist die Änderung der Frequenzzusammensetzung der Rufe im Verlauf dieser Altersklasse, die Anteile mit großer Amplitude verlagern sich mit zunehmendem Alter in tiefere Frequenzbereiche. Während im dritten Lebensmonat die Frequenzen großer Intensität oberhalb 3 kHz mit einem Maximum zwischen 5,5 bis 6,5 kHz zu finden sind, ist die Mehrzahl der Vogelrufe im 6. Lebensmonat im wesentlichen aus Anteilen unterhalb 4 kHz aufgebaut. Die größte Amplitude ist dann um 3 kHz erreicht. Außer dem häufigen Fehlen der basalen Anteile unter 1,5 kHz sind in dieser Lautform keine weiteren Lücken im Frequenzaufbau vorhanden. Dieser weist meist im zeitlichen Verlauf des Rufes eine deutliche Änderung auf. Oft haben die Rufe eine Bogenform, Rufanfang und -ende setzen sich aus Anteilen im gleichen Frequenzbereich zusammen, die Rufmitte hat wesentlich höhere. Abwandlungen dieses Verlaufs sind häufig in der Form, daß einmal der ansteigende Anfangsbogen (s. Abb. 183) oder auch der wieder abfallende Bogenteil in der zweiten Rufhälfte weitgehend reduziert sein kann (s. Abb. 185, 186). Die Frequenzverteilung zeigt ein gemischtes Bild, denn die am Rufaufbau beteiligten Formanten sind durch spektrale Überlagerung breit verwischt. Der Formantverlauf weist einige Varianz auf, läßt aber doch allgemein eine Bogenform erkennen. Der innerhalb einer Formante durchlaufene Tonhöhenunterschied ist teilweise erheblich und beträgt zwischen ihren relativ höchsten und tiefsten Anteilen in manchen Rufen bis zu 4:1; die relative Lage der Extremstellen im Rufverlauf wechselt mit der allgemeinen

Veränderung der Frequenzzusammensetzung. Ist ein voller Bogen ausgebildet, setzt die Rufmitte sich aus den höchsten Anteilen zusammen, Rufbeginn und -ende enthalten die tiefsten; je nachdem, ob der ansteigende oder der abfallende Bogenschenkel reduziert ist, verändert sich die Lage der relativ tiefsten Frequenzanteile. In diesen Vogelrufen kann auch zwischen Rufbeginn und -ende ein erheblicher Tonhöhenunterschied bestehen, bis zu 3:1 bzw. 1:3, je nach der Art der Reduktion. Die Rufe sind meist nur aus einer oder zwei breit verwischten Formanten zusammengesetzt. Ihre Frequenzanteile stehen im Verhältnis wie 1:2.

#### 4.1.4 Altersklasse IV

Der Vogelruf bleibt auch bei jungen Pumas im zweiten Lebenshalbjahr die einzige bisher beobachtete Rufform. Obwohl sie ihr Intensitätsspektrum wohl erheblich erweitert, verändert sich ihr Lautcharakter nicht.

##### 4.1.4.1 Vogelruf (s. Abb. 190—194)

Diese Lautform ist weiterhin sehr hell und klangartig, meist auch ziemlich kurz; manchmal ist sie zweiteilig mit Anlaut ausgebildet. Im Lautverlauf ist durchweg ein Tonhöhenwechsel deutlich zu hören. Die Ruffreudigkeit der Jungpumas bleibt relativ hoch, vor allen Dingen, wenn mehrere Wurfgeschwister zusammen sind. Die Körperhaltung bei der Artikulation des Vogelrufes ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur bei relativ intensiven Rufen sichtbar. Bei diesen ist auch das Maul so weit geöffnet, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen; in leisen Formen sind die Oberlippen nur leicht angehoben.

Auslösende Reize für die Artikulation des Vogelrufes sind die gleiche Lautäußerung eines anderen Jungtieres oder eines erwachsenen Pumas, ebenso deren Mauzer. Vom Muttertier oder den Wurfgeschwistern getrennte junge Pumas äußern diesen Laut mit großer Regelmäßigkeit. Seine Funktion dürfte also im Dienste des Zusammenhalts des Verbandes der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier zu sehen sein.

Die Intensität der Vogelrufe ist über einen erheblichen Bereich variabel, kurze Formen sind eher leise. In den Vogelrufen mit Anlaut besteht eine Intensitätslücke zwischen den beiden Lautkomponenten. In Lautfolgen sind diese Rufe ohne regelmäßige Abstände gereiht. Die Lautdauer schwankt zwischen 0,15—0,55 sec. Bei der Ausbildung eines Anlautes (s. Abb. 194) ist dieser kaum länger als 0,1 sec, der Abstand zum Hauptteil des Lautes übersteigt 0,1 sec ebenfalls nicht. Vogelrufe können sich aus Frequenzen im Bereich von 0,3 — über 7 kHz zusammensetzen, sind in ihren Anteilen aber sehr variabel. Die mit großer Amplitude finden sich durchweg zwischen 2—5 kHz, jedoch ist der Grad der Ausbildung besonders der höheren Frequenzen sehr unterschiedlich. Die Lage der Frequenzanteile mit maximaler Intensität verändert sich vom Beginn dieser Altersklasse um 3,0 kHz nach ca. 2,5 kHz am Ende des zweiten Lebenshalbjahres, in einzelnen Lauten können sie sich aber wohl auch noch höher befinden. Der Anlaut setzt sich vorwiegend aus Anteilen unterhalb 2 kHz zusammen. Lücken im Aufbau dieser Rufform tauchen nur zwischen dem Anlaut und dem Hauptteil des Lautes auf, nicht jedoch regelmäßig in den einteiligen Formen. Es ist nicht auszuschließen, daß in den zweiteiligen Vogelrufen im Zwischenbereich Frequenzanteile sehr geringer Intensität vorhanden sind, die in Relation zu der der übrigen im Lautaufbau unterhalb der Erfassungsgrenze des Laut-

spektrographen bei der gewählten Aussteuerung liegen. Sehr deutlich ist die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Verlauf der Rufe, vorherrschend ist eine Bogenform mit den relativ tiefsten Anteilen im Anfang und Ende des Lautes und den höchsten um die Rufmitte. Die verschiedenen Reduktionen dieser Figur, die in der vorhergehenden Altersklasse besprochen sind, treten weiterhin auf (s. Abb. 193). Die Frequenzverteilung in den Vogelrufen ist überwiegend klangartig, wenngleich einige Formanten auch stellenweise spektral überlagert sein können. Die Formantform ist ein Bogen meist erheblicher Überhöhung, der in einigen Rufen Abwandlungen seines Verlaufs aufweisen kann. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist groß, je nach der unterschiedlichen Ausprägung der Rufe wechselt die Lage der relativ tiefsten Frequenzen, die höchsten sind durchgehend ungefähr um die Rufmitte ausgebildet. Zwischen den Extremstellen kann der Tonhöhenunterschied bis zu 4:1 und wohl noch mehr betragen, zwischen Rufbeginn und -ende 3:1 bzw. 1:3, je nach Art der strukturellen Reduktion. Die basale Formante setzt sich aus Frequenzanteilen im Bereich unterhalb 4 kHz zusammen und ist die relativ intensivste; oft ist nur noch eine weitere ausgebildet, deren Anteile zu denen der Basalformante im Verhältnis von 2:1 stehen. Manchmal sind es auch mehr Formanten, dann ergibt sich der Formantquotient mit 1:2:3: . . .

#### 4.1.5 Altersklasse V

Die Rufaktivität der Tiere läßt gegenüber dem ersten Lebensjahr nach; alle beobachteten Rufe sind dem Kontinuum Vogelruf/Mauzen zuzuordnen, die erste Ausbildung ist weiterhin vorherrschend. Die Angabe der Strukturmerkmale ist nicht möglich, weil bisher kein Tonbandmaterial mit Rufen aus dieser Altersklasse vorliegt.

#### 4.1.6 Weitere Lautelemente junger Pumas (s. Abb. 195)

Neben den im Zusammenhang dieser Untersuchung nicht berücksichtigten Lauten wie Fauchen, Spucken u. ä. — diese besitzen die Jungtiere schon in den ersten Lebenstagen in typischer Ausbildung — wurden zwei weitere Lautelemente der adulten Pumas auch bei den Jungtieren beobachtet.

Das Gurren äußerten zwei männliche Jungtiere im Alter von ungefähr sechs Monaten wiederholt dann, wenn man sie vom Muttertier und dem anderen Wurfgeschwister abgesperrt hatte, meist in Lautfolgen zusammen mit Vogelrufen. Nach dem Höreindruck war kein struktureller Unterschied zum entsprechenden Laut der adulten Tiere festzustellen. Auch bei den Jungtieren dürfte das Gurren die Funktion eines Lock- und eventuell auch Beschwichtigungslautes besitzen.

Als weiteres Lautelement wurde das Schnurren (s. Abb. 195) mehrfach bei einem etwa zehnmonatigen männlichen Jungtier beobachtet; es äußerte es wiederholt, während es neben seiner Mutter lag und sich mit dieser gegenseitig das Fell beleckte. Auch das Schnurren kommt also im gleichen Zusammenhang wie bei adulten Pumas vor. Nach dem Höreindruck entspricht das Schnurren der Jungtiere strukturell voll dem der erwachsenen Artgenossen. Dies bestätigt das lautspektrographische Bild, die vorliegende Aufnahme ist allerdings von geringer Qualität, so daß keine volle, exakte Analyse möglich ist.

### 4.2 Nebelparder *(Neofelis nebulosa)*

Nebelparder sind bisher nur in wenigen zoologischen Gärten der Welt gezüchtet worden, daher gestaltete sich die Sammlung von Tonbandmaterial zur Stimment-

wicklung dieser Art schwierig. Einige lautmalende Beschreibungen der Rufe sehr junger Nebelparder geben Fellner (1968) und Hemmer (1968). Die vorliegenden Tonbandaufnahmen gehen auf wenige Individuen zurück; einige waren von Menschen aufgezogen, womit sicherlich Einflüsse auf ihr Lautgebungsverhalten gegeben sind. Direkte Beobachtungen von Weibchen mit Jungtieren waren nicht möglich, so daß vor allen Dingen zur Auslösung und Funktion der in diesem Zusammenhang auftretenden Lautformen nur Vermutungen möglich sind.

4.2.1 Altersklasse II

Die ausgewerteten Rufe stammen von zwei weiblichen Jungtieren im Alter von neun Wochen, sie wurden ohne Sichtmöglichkeit auf die rufenden Tiere aufgenommen. Die Rufe der Jungen lassen sich in zwei Gruppen unterteilen, die aber über einen Zwischenbereich von Misch- bzw. Übergangslautformen miteinander verbunden sind. Das Quärren ist relativ lautstark und überwiegend geräuschhaft „weinerlich“, das Mauzen ist dagegen meist leiser und sehr hell klangartig, fast pfeifend. Nur für das Quärren liegen Tonbandaufnahmen in für die Lautspektrographie ausreichender Qualität vor.

4.2.1.1 Quärren (s. Abb. 196—198)

Wie beschrieben sind diese Rufe meist von relativ hoher Intensität und hell geräuschhaft. Allgemein äußern die Jungtiere diese Lautform wohl nicht häufig. Hinsichtlich Körperhaltung während der Rufartikulation, sichtbarer Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung und dem Grad der Maulöffnung dabei sind aus dem erwähnten Grund keine Aussagen möglich. Zu auslösenden Reizen dieser Lautäußerung läßt sich nur soviel festhalten, daß die Jungtiere wohl rufen, wenn sie von der Mutter und/oder den Wurfgeschwistern getrennt sind, dabei antworten sie sich vielleicht gegenseitig und eventuell auch dem Muttertier auf dessen Mauzer hin. Die Funktion des Quärrens dürfte damit darin zu sehen sein, daß es einmal Fürsorgereaktionen der Mutter auslöst und zum anderen den Zusammenhalt der Jungtiere mit ihr und im Verband der Wurfgeschwister gewährleistet.

Die Intensität des Quärrens ist angesichts der geringen Körpergröße der Jungen erheblich, leise Formen kommen aber auch vor. Die Intensitätsverteilung im Zeitverlauf dieser Laute ist meist ziemlich gleichmäßig, einige weisen jedoch auch deutliche interne Veränderungen ihrer Lautstärke auf, indem sie z. B. nach leisem Beginn zu voller Intensität anschwellen oder umgekehrt nach sehr lautstarkem Beginn leise ausklingen. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen schwellen mehrfach in ihrer Intensität an und wieder ab. Im vorliegenden Tonbandmaterial beträgt die Dauer dieser Lautform zwischen 0,3—1,5 sec. Meist sind mehrere zu einer Lautfolge gereiht, die Pausen zwischen den einzelnen Rufen darin sind unregelmäßig. Der Frequenzbereich des Quärrens umfaßt Anteile von 0,4—4,5 kHz, höhere sind wahrscheinlich aufgrund der Aufnahmebedingungen nicht erfaßt. Die großer Amplitude finden sich zwischen 1,5—4,0 kHz, das Intensitätsmaximum ist in wechselnder Lage im Bereich von 2—3 kHz erreicht. Im Frequenzspektrum dieser Rufe lassen sich keine signifikanten Lücken feststellen. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf zeigt meist ein Vorherrschen etwas tieferer Anteile im Rufbeginn und -ende, um die Lautmitte sind die höchsten ausgebildet. In den aus mehreren Einzelrufen gekoppelten Formen wiederholt sich dieser Aufbau mehrfach. Das Einsetzen der wesentlichen Frequenzanteile am Anfang des Lautes und ihr Abbre-

chen am Ende erfolgen oft jeweils ziemlich simultan. Die Frequenzverteilung im Quärren läßt trotz teilweise starker spektraler Überlagerung den Verlauf einzelner Formanten erkennen; ihre Form ist ein unterschiedlich überhöhter Bogen, der einige Abwandlungen durch seine weitgehende Reduktion auf ansteigenden oder abfallenden Schenkel aufweisen kann. Damit variiert auch der in einer Formante durchlaufene Tonhöhenwechsel. Er kann — bei voller Ausbildung des Bogens — zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Anfang und Ende des Rufes bis zu 3:1 und vielleicht mehr betragen, ist meist jedoch geringer. Zudem sind die basalsten Anteile von nur sehr geringer relativer Amplitude; im intensiven Teil einer Formante ist ein Tonhöhenunterschied von kaum mehr als ungefähr 3:2 überwunden. Die Lage und relative Intensität der Basalformante zeigt einige Varianz; sie kann Frequenzanteile aus dem Bereich zwischen 0,4—1,6 kHz enthalten. Die Zahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist unterschiedlich — in einigen Lauten ist es neben der Basalformante nur noch eine weitere —; die Zwischenformantbereiche enthalten Frequenzanteile spektraler Verteilung; in einigen Rufen sind hier auch Nebenformanten ausgebildet. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . . , sind Nebenformanten vorhanden, so kann er auch z. B. 1:4/3:5/3:2: . . . lauten.

4.2.2 Altersklasse III

Das Material in dieser Altersklasse geht auf Beobachtungen und Tonbandaufnahmen von zwei weiblichen Jungtieren im Alter von ca. 5½ Monaten zurück, die von Menschen aufgezogen waren. Ihre Rufe sind alle als Mauzer einzuordnen, überwiegend von großer Tonhöhe und klangartig in ihrem Charakter.

4.2.2.1 Mauzen (s. Abb. 199—205)

Die Mauzer der jungen Nebelparder in diesem Alter sind unterschiedlich laute Rufe mit meist deutlichem internen Tonhöhenwechsel; sie sind vorwiegend tonal und klingen hell pfeifend, mit steigender Intensität werden sie durchweg geräuschhafter. Die beiden beobachteten Jungtiere riefen recht häufig, meist wohl spontan. Die Lautgebung erfolgt in beliebiger Körperhaltung, nur in den intensiven Formen ist eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung sichtbar. Die Maulöffnung variiert mit der unterschiedlichen Lautqualität; die intensivsten Mauzer äußern die Jungen mit weit geöffnetem Maul, so daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen, leise meist mit nur leicht geöffnetem Maul und etwas angehobenen Oberlippen. Auch hier ergeben sich aber Unterschiede je nach der Tonhöhe der Mauzer. Auslösung und Funktion dieser Lautform, soweit sie aus den Beobachtungen ersichtlich waren, sind sicherlich auch beeinflußt durch das Aufwachsen dieser Tiere im ständigen Kontakt mit dem Menschen. Neben der schon erwähnten relativ hohen Rate der Spontanartikulation besonders der leisen Mauzer waren Rufe dann regelmäßig zu hören, wenn die beiden Jungtiere voneinander getrennt wurden oder sich nach der Trennung wieder begegneten, gleiches galt für ein solches Vorgehen mit den Tieren vertrauten Personen. Ebenso löste der Aufenthalt in einer unbekannten Umgebung wiederholt Mauzen aus. Die Funktion dieses Lautelements dürfte wohl darin liegen, den Kontakt der Wurfgeschwister untereinander — bei größerer Distanz mit steigender Intensität der Rufe — und mit dem Muttertier aufrechtzuerhalten.

Die Lautstärke der Mauzer ist unterschiedlich, die intensivsten Formen können

angesichts der Körpergröße der Jungtiere recht laut sein. Die interne zeitliche Intensitätsverteilung ist variabel, aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen (s. Abb. 205) zeigen eine wiederholte Veränderung der Lautstärke in ihrem Verlauf. Manche Mauzer sind zweisilbig mit einem leiseren kurzen Anlaut oder auch Endlaut (s. Abb. 204) und einem intensiven Hauptteil aufgebaut, bisweilen sind beide Bestandteile des Rufes ganz getrennt. Die Dauer dieser Rufform beträgt zwischen 0,15 bis ungefähr 1 sec, die Mehrzahl der intensiveren ist länger als 0,3 sec. Häufig sind Mauzer zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen aber keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich dieser Lautform junger Nebelparder kann Anteile zwischen 0,25—7 kHz umfassen, ist jedoch sehr unterschiedlich im Grad der Ausbildung basaler Frequenzen unter 1 kHz und höherer oberhalb 5 kHz. Von hoher Intensität sind durchgehend die Anteile von ca. 1,8 bis 4 kHz, manchmal auch noch etwas darüber; die größte Amplitude findet sich in der Mehrzahl der Rufe um 2,8 kHz. Es liegen jedoch auch einige Mauzer mit dem Intensitätsmaximum bis hinauf zu 3,9 kHz vor, seine relative zeitliche Lage im Rufverlauf läßt keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Die Frequenzzusammensetzung der Mauzer weist keine regelmäßigen Lücken auf. Ihre Änderung als Funktion der Zeit innerhalb des Lautes ist unterschiedlich ausgebildet. In der Regel enthält die Rufmitte relativ höhere Frequenzanteile als Anfang und Ende. Im Hauptfrequenzbereich erfolgen Einsetzen im Rufbeginn und Abbrechen am Ende jeweils ziemlich gleichzeitig für alle Anteile. Die Frequenzverteilung in den Mauzern junger Nebelparder dieser Altersstufe ist überwiegend klangartig, auch bei stellenweise spektraler Überlagerung ist der Formantaufbau noch deutlich zu erkennen. Der Formantverlauf weist einige Variabilität auf, die Grundform ist jedoch ein deutlich überhöhter Bogen. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf ist erheblich und kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Anfang und Ende des Lautes bis zu 2:1 betragen. In Formen, deren Formantaufbau im wesentlichen auf den ansteigenden oder abfallenden Schenkel des Bogens reduziert ist, kann dieser Tonhöhenunterschied noch größer sein und ist dann auch zwischen Beginn und Ende des Mauzers beträchtlich. Die Basalformante ist in allen vorliegenden Rufen von relativ geringer Intensität und findet sich in unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich von 0,25—1,5 kHz. Die Anzahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist gering, insgesamt sind es meist nicht mehr als 6. Von größerer Amplitude sind zwischen 1 und 3 im Frequenzbereich von 1,8 bis 4 kHz. Dazwischen finden sich stellenweise noch Anteile geringerer Intensität und spektraler Verteilung. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

4.2.3 Altersklasse IV

Das bearbeitete Tonbandmaterial geht auf eines der weiblichen Jungtiere zurück, das schon in der vorhergehenden Altersklasse beobachtet werden konnte, sowie auf ein weiteres junges Weibchen im Alter von ungefähr 8 Monaten. Alle Rufe sind eindeutig als Mauzer einzuordnen.

4.2.3.1 Mauzen (s. Abb. 206—209)

Die Mauzer sind weiterhin unterschiedlich in ihrer Intensität und auch etwas variabel in ihrer Tonhöhe, überwiegend allerdings ziemlich hell klangartig und mit deutlichem internen Tonhöhenwechsel. Beide Tiere äußerten diese Lautform recht häufig. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Mauzer ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den relativ intensiven

Formen schwach sichtbar. Die Maulöffnung dabei ist je nach der Lautstärke und Tonhöhe der Rufe recht unterschiedlich. Mit steigender Intensität geht eine weitere Öffnung des Maules einher, bei relativ sehr hoher sind die Oberlippen so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind. Die wesentlichen auslösenden Reize für die Artikulation dieser Rufform sind nach den vorliegenden Beobachtungen weiterhin die Trennung von den Wurfgeschwistern oder die Wiederbegegnung mit ihnen nach der Trennung. Entsprechendes gilt für den Tieren vertraute Personen. Auch einige Zeit nach dem Umsetzen in eine neue Umgebung rufen die Jungtiere. Soweit hiernach auf die Funktion der Mauzer Schlüsse möglich sind, stehen sie wohl im Dienste des Zusammenhalts des Wurfgeschwisterverbandes untereinander und mit dem Muttertier.

Die Intensität dieser Rufform ist unterschiedlich, übersteigt eine mittlere Lautstärke aber kaum. Die zeitliche Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist ziemlich homogen, einzelne Rufe sind jedoch auch zweisilbig mit leisem, kurzen Anlaut und wesentlich intensiverem anschließenden Hauptteil aufgebaut (s. Abb. 206), beide können auch bis zu 0,05 sec auseinanderliegen. In aus mehreren Einzellauten gekoppelten Formen schwillt die Lautstärke im Rufverlauf wiederholt an und ab. Die Dauer der Mauzer beträgt im vorhandenen Tonbandmaterial zwischen 0,2—0,75 sec, die Mehrzahl der Rufe ist länger als 0,35 sec. Häufig sind die Mauzer arhythmisch zu Lautfolgen gereiht. Die Frequenzbestandteile in den Rufen junger Nebelparder dieser Altersstufe sind recht unterschiedlich, grundsätzlich können Anteile zwischen 0,2 — über 7 kHz vorkommen, besonders die Frequenzen unterhalb 0,5 kHz und über 5 kHz variieren aber in ihrer relativen Ausbildung. Variabel ist auch der Bereich mit Frequenzen großer Amplitude in den einzelnen Lauten; alle haben solche zwischen 1—3 kHz. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung erreichen die Anteile zwischen 1,6—2,7 kHz, in der Mehrzahl der ausgewerteten Rufe findet es sich über 2,3 kHz. Der Frequenzaufbau der Mauzer weist keine regelmäßigen Lücken auf, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist in den einzelnen Lauten unterschiedlich, meist zeigen jedoch Rufanfang und -ende ein ziemlich gleichzeitiges Einsetzen bzw. Abbrechen der wesentlichen am Aufbau beteiligten Frequenzen, und in der Rufmitte finden sich die relativ höchsten Anteile, so daß sich ein bogenförmiger Verlauf ergibt. Bei zweisilbiger/-teiliger Artikulation des Mauzers mit leisem Anlaut enthält dieser erste Teil des Lautes nur die relativ basaleren Anteile unterhalb 3 kHz. Die Frequenzverteilung ist trotz des teilweise recht geräuschhaften Höreindrucks von dieser Lautform — besonders in den intensiveren Formen — vorwiegend klangartig, läßt allerdings in einigen Rufen Bereiche spektraler Überlagerung erkennen. Der Formantaufbau ist deutlich und zeigt einen Bogenverlauf einiger Varianz, je nach dem Grad der Reduktion des ansteigenden oder abfallenden Schenkels. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes bis zu 2:1 betragen, ist in der Mehrzahl der Mauzer aber geringer. Die Basalformante ist in fast allen dieser Rufe von relativ geringerer Intensität und setzt sich etwas variierend vorwiegend aus Frequenzen unter 1 kHz zusammen. Die Anzahl der im Bereich bis 3 kHz ausgebildeten Formanten ist unterschiedlich und schwankt zwischen 3—8, da teilweise weniger intensive Nebenformanten zwischen den Hauptformanten vorhanden sind. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , bei Ausbildung von Nebenformanten mit 1:3/2:2:5/2 :3: . . .

#### 4.2.4 Altersklasse V

In dieser Altersstufe war nur ein weibliches Jungtier für Beobachtungen und Tonbandaufnahmen zugänglich. Es handelt sich um dasselbe Individuum, dessen Stimmentwicklung schon in den beiden vorhergehenden Altersklassen ausgewertet ist. Alle Rufe sind als Mauzer einzustufen, die bei erheblicher Varianz in Tonhöhe und Intensität zunehmend dunkleren Klangcharakter aufweisen.

##### 4.2.4.1 Mauzen (s. Abb. 210, 211)

Angesichts der Körpergröße der subadulten Nebelparder sind die Mauzer noch recht hell und weiterhin überwiegend klanghaft, mit gesteigerter Intensität erscheinen sie vom Gehöreindruck zunehmend geräuschhaft. Der interne Tonhöhenwechsel ist mit der wechselnden Tonhöhe der einzelnen Rufe unterschiedlich, meist aber noch gut wahrnehmbar. Die allgemeine Rufaktivität nahm bei dem einen beobachteten Tier gegenüber den vorhergehenden Altersstufen ab, dennoch waren Mauzer von ihm ziemlich regelmäßig zu vernehmen. Die Körperhaltung, in der diese Rufform erzeugt wird, ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nur in den intensiven Formen sichtbar. Das Maul ist in diesen auch weit geöffnet und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen, ansonsten ist die Maulöffnung sehr variabel. Dieses eine vom Menschen aufgezogene Weibchen mauzte besonders im Kontakt mit ihm vertrauten Personen, wenn diese sich ihm näherten oder nach einiger Zeit der Beschäftigung mit ihm sich wieder entfernten. Ebenso beantwortete es oft Mauzer oder Hauptrufe eines in einem Nachbarkäfig gehaltenen adulten Nebelparder-Männchens. Aus diesen Beobachtungen läßt sich wohl ableiten, daß die Mauzer im Dienste des Zusammenhalts einer Gruppe von Tieren stehen. Ob die Jungtiere in diesem Alter im Freiland noch im Verband der Wurfgeschwister oder auch weiterhin mit dem Muttertier zusammenbleiben, ist nicht bekannt.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, deutliche Änderungen der Intensitätsverteilung im Zeitverlauf der Laute sind im vorliegenden Material nicht festzustellen. Aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen mit an- und abschwellender Lautstärke wurden beobachtet, konnten aber nicht aufgezeichnet werden. Die Ruflänge bewegt sich dementsprechend in einem relativ engen Bereich zwischen 0,3 bis 0,6 sec. Häufig sind die Mauzer zu Lautfolgen gereiht, darin sind die Abstände zwischen den einzelnen Rufen nicht regelmäßig. Der Frequenzbereich dieser Lautform umfaßt Anteile von 0,2—6 kHz, die unterhalb 1 kHz und über 4 kHz sind jedoch meist nur stellenweise im Rufverlauf ausgebildet. Die Frequenzen großer Amplitude sind die zwischen 1,5—3 kHz, die größte ist vorwiegend um 1,9 kHz erreicht, in manchen Rufen auch hinauf bis zu 2,4 kHz. Die Frequenzzusammensetzung der Mauzer weist keine regelmäßigen Lücken auf, ihre zeitliche Änderung im Rufverlauf zeigt ein leichtes Vorherrschen relativ höherer Frequenzanteile in der zweiten Rufhälfte, in der aber ebenso auch eher die basalen unterhalb 1 kHz ausgebildet sein können, die am Anfang oft fehlen. Ein gering überhöhter Bogenverlauf des gesamten Frequenzaufbaus ist noch sichtbar, indem Rufbeginn und besonders -ende sich aus relativ tieferen Anteilen zusammensetzen als der mittlere Teil; hierbei ist das ansteigende Anfangsstück durchweg kürzer als der Abfall in der zweiten Lauthälfte. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist überwiegend bis nahezu rein klangartig, weist aber doch ziemlich regelmäßig begrenzte Bereiche spektraler Überlagerung auf. Die Formanten zeigen deutlich einen Bogenverlauf,

der in den verschiedenen Rufen leicht abgewandelt sein kann. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Anfang und vorwiegend am Rufende bis zu 5:3 betragen, ist durchweg aber geringer. Die Basalformante ist in allen ausgewerteten Mauzern von relativ geringer Intensität, im Bereich unterhalb 4 kHz sind durchschnittlich 6—7 Formanten ausgebildet. Oft sind nur 2 davon um 2 kHz von hoher Amplitude; in einigen Rufen sind auch partiell Nebenformanten geringer Intensität vorhanden. Der Formantquotient ist 1:2:3:4: . . . , bei Ausbildung von Nebenformanten 1:3/2:2:5/2:3: . . . ; dadurch, daß nicht zwischen allen Hauptformanten Nebenformanten liegen, kann sich auch ein anderer Quotient ergeben.

#### 4.2.5 Weitere Lautelemente junger Nebelparder

Von den Lautäußerungen adulter Nebelparder ließ sich das Prusten auch schon bei Jungtieren der Altersklasse II feststellen, liegt aber erst von älteren Jungen in für die Lautspektrographie ausreichender Aufnahmequalität vor.

##### 4.2.5.1 Prusten (s. Abb. 212—214)

Dieser dumpfe Laut ist weich geräuschhaft schnaubend und läßt einen deutlichen internen rhythmischen Intensitätswechsel erkennen; bisweilen erscheint der Lautcharakter auch eher kehlig. Prusten ist aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen aufgebaut, zwischen denen jeweils eine kurze Phase eines signifikanten Intensitätsabfalls besteht. Jungtiere äußern diese Lautform relativ häufig, besonders vom Menschen aufgezogene. Oft kommt das Prusten mit Mauzlauten in Lautfolgen vor, bisweilen sind beide Laute gekoppelt (s. Abb. 213, 214), meist an den Mauzer anschließend, selten auch davor. Die Lautäußerung erfolgt in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist kaum feststellbar. Das Maul bleibt dabei fast geschlossen, die Oberlippen werden nur leicht angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, die beiden Nasenöffnungen erweitern sich ein wenig. Es war an den beobachteten Tieren nicht möglich, den Anteil kehliger bzw. nasaler und oraler Erzeugung und Ausformung des Prustens zu überprüfen; es erscheint von seinem dumpfen Klang her mit erheblichem kehligen Anteil. Neben relativ häufiger spontaner Artikulation — wohl primär im Verband der Wurfgeschwister mit dem Muttertier — läßt sich das Prusten regelmäßig durch die Annäherung eines den Jungen vertrauten Menschen auslösen. Den gleichen Laut eines anderen jungen oder adulten Nebelparders beantworten die Tiere fast immer auch mit Prusten, besonders bei gegenseitiger Annäherung. Die Funktion des Prustens dürfte wohl die eines Beschwichtigungslautes sein, mit dessen Hilfe sowohl eventuell vorhandene aggressive Tendenzen des Partners beschwichtigt werden können als auch die „friedlichen eigenen Absichten" kundgetan sind.

Die Intensität des Prustens ist gering, deutlich ist aber der interne rhythmische Intensitätswechsel. Die Zahl der zusammenhängenden Einzellautstöße beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 7 und 10, an Mauzen gekoppelt 4—8 (s. Abb. 213). Sie sind von unterschiedlicher Amplitude, die intensivsten finden sich vorwiegend in der zweiten Lauthälfte, meist sind die einleitenden und ausklingenden Impulse die schwächsten. Die Einzellautstöße dauern von 0,02—0,04 sec, die dazwischenliegenden Phasen des Intensitätsabfalls sind 0,02—0,03 sec lang und können zum Lautende hin bis 0,05 sec gedehnt sein. In vielen Lauten findet sich am

Beginn ein sehr kurzer Lautstoß unterschiedlicher relativer Intensität von 0,01 bis 0,02 sec Dauer, der vom folgenden nur durch eine Zwischenphase von ungefähr 0,01 sec getrennt ist. Die einzelnen Lautstöße sind in einen basalen, intensiveren Impuls und einen eher hochfrequenten, spektral verwischten gegliedert, die zeitlich etwas gegeneinander versetzt sind. Der erste, sehr kurze Impuls ist nicht gegliedert. Diese Lautform setzt sich aus Frequenzanteilen von 0,1 — über 7 kHz zusammen. Größere Unterschiede ergeben sich hinsichtlich der Anteile im oberen Frequenzbereich; dies dürfte aber angesichts der geringen Intensität des Prustens primär durch unterschiedliche Aufzeichnungsqualität bedingt sein. Größere Amplitude erreichen die Anteile unterhalb 3 kHz mit dem Hauptgewicht unter 1 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich ungefähr bei 0,4—0,5 kHz. Ziemlich durchgehend fehlen im Aufbau des Prustens Frequenzen um 1,5 kHz oder fallen zumindest deutlich in ihrer Amplitude gegenüber den benachbarten Anteilen ab. Die zeitliche Änderung der Frequenzzusammensetzung ergibt sich aus der Gliederung dieses Lautes in Einzelimpulse, in den Zwischenphasen mit deutlichem Intensitätsabfall sind im Lautspektrogramm im wesentlichen nur Frequenzen bis 1 kHz nachweisbar. Die Einzellautstöße haben Anteile im gesamten am Aufbau dieser Lautform beteiligten Frequenzbereich, allerdings mit unterschiedlicher Zusammensetzung der beiden Impulse, die zeitlich etwas gegeneinander versetzt einen Einzellautstoß aufbauen.

Die Dauer des Prustens beträgt ziemlich einheitlich 0,5—0,7 sec, an Mauzen gekoppelt 0,3—0,5 sec. Ist es homotyp oder auch heterotyp zusammen mit Mauzern zu Lautfolgen gereiht, so bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Abstände, ebenso ist die Abfolge der beiden verschiedenen Lautformen beliebig. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein spektral. Eine Tonhöhenveränderung ist im Bereich der oberen intensiveren Frequenzen um 3 kHz zu beobachten. Hier steigen die relativen Hauptintensitäten vom ersten Einzellautstoß fortlaufend an und fallen dann in der zweiten Lauthälfte zum Ende hin wieder sukzessive ab; die relativ höchsten Anteile hierbei sind im intensivsten Einzelimpuls des Lautes erreicht. Dieser Tonhöhenwechsel ist wegen der spektralen Frequenzverteilung nicht exakt meßbar, bewegt sich aber ungefähr von 2,7 kHz am Lautanfang über 3,4 kHz bis wieder zu 2,8 kHz am Ende.

Nach dem bisher vorliegenden Tonbandmaterial verändert das Prusten des Nebelparders im Verlauf der Jugendentwicklung seinen Aufbau kaum.

### 4.3 Schneeleopard, Irbis *(Uncia uncia)*

Die erfolgreiche Zucht von Schneeleoparden ist in zoologischen Gärten immer noch recht selten, das vorliegende Tonbandmaterial zur Stimmentwicklung dieser Art ist dementsprechend begrenzt. Alle Aufnahmen entstanden während eines zweiwöchigen Aufenthalts im Sommer 1974 im Zoo Helsinki; zu diesem Zeitpunkt befanden sich alle in dem Jahr geborenen Jungtiere in der Altersklasse III.

Eine kurze Bemerkung zu Lautäußerungen junger Irbisse findet sich bei Marma and Yunchis (1968).

#### 4.3.1 Altersklasse III

Die Jungtiere in dieser Altersstufe besitzen zwei verschiedene Rufformen, die untereinander durch Übergänge verbunden sind (s. Abb. 218). Das Quärren ist meist von relativ hoher Intensität und geräuschhaft in seinem Lautcharakter, das Mauzen ist vorwiegend leise, sehr hell pfeifend und eher klangartig.

4.3.1.1 Quärren (s. Abb. 215—217)

Diese durchweg recht lauten Rufe sind ziemlich hell und geräuschhaft, von weinerlichem Charakter; sie sind recht selten zu beobachten. Die Jungen äußern sie in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiveren Formen sichtbar. In diesen ist auch das Maul weit geöffnet, so daß die oberen Caninen in voller Länge sichtbar sind, bei leiseren Rufen kann es auch mehr geschlossen sein. Spontan äußerten die jungen Schneeleoparden im Beobachtungszeitraum das Quärren nie, immer nur, wenn sie vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern über einige Zeit getrennt waren. Die Funktion dieses Lautelements dürfte also darin liegen, den Kontakt zwischen den Wurfgeschwistern und dem Muttertier aufrechtzuerhalten, sowie dessen Fürsorgereaktionen auszulösen.

Die Intensität des Quärrens ist angesichts der geringen Körpergröße der Tiere erheblich, es kommt allerdings auch in leisen Ausprägungen vor. Die Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist variabel. Neben Rufen, die ziemlich abrupt mit hoher Amplitude einsetzen und ebenso nach nahezu gleichbleibend intensivem Verlauf wieder abbrechen, kommen auch Formen mit einem kurzen Anlaut und solche mit deutlichen internen Intensitätsschwankungen vor. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Laute weisen ein wiederholtes An- und Abschwellen ihrer Lautstärke auf. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4 und 1,2 sec, die Mehrzahl der Einzelrufe ist allerdings kürzer als 0,8 sec. Meist sind Quärrlaute zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich dieser Lautform kann Anteile zwischen 0,5 bis über 7 kHz umfassen, diejenigen unterhalb 1 kHz fehlen häufig oder sind nur in einem Teil des Rufverlaufs ausgebildet. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich von 1,5—6 kHz, teilweise auch nur bis 5 kHz. Das Intensitätsmaximum zeigt in seiner Lage einige Varianz im Bereich von 2—4 kHz, liegt jedoch meist oberhalb 3 kHz. In diesen Merkmalen bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschieden alten Tieren in dieser Altersklasse. Die Frequenzzusammensetzung dieser Laute ist weitgehend gleichbleibend in ihrem zeitlichen Ablauf und bis auf den basalen Bereich ohne regelmäßige Lücken. Im Beginn des Rufes setzen alle am Aufbau beteiligten Frequenzen ziemlich simultan ein, für das Lautende ist darin keine exakte Aussage möglich, weil alle Tonbandaufnahmen in Gebäuden entstanden sind. Die basalen Anteile unterhalb 2 kHz sind vorzugsweise in der zweiten Rufhälfte ausgebildet. Ist ein Anlaut vorhanden, so ist dieser in seiner Frequenzzusammensetzung auf den Bereich unter 4 kHz beschränkt — ist also wohl als Ansatz eines Mauzers aufzufassen —, der Hauptteil setzt anschließend in der vorher beschriebenen Weise ein. Ein Tonhöhenwechsel im Verlauf der Rufe ergibt sich durch die Verlagerung der Hauptintensitäten von anfangs relativ höheren Anteilen zu tieferen in der zweiten Lauthälfte. Die Frequenzverteilung in den Quärrlauten ist rein geräuschhaft spektral, der Anlaut zeigt eher klangartigen Aufbau (s. Abb. 218).

4.3.1.2 Mauzen (s. Abb. 219, 220)

Dieses Lautelement ist durchweg kurz und von geringer Intensität, es ist klangartig und erinnert an ein sehr helles Pfeifen. Die beobachteten Jungtiere mauzten recht selten, bisweilen aber auch wohl spontan. Sie erzeugen diesen Laut in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar. Das Maul ist nur wenig bis mittelweit geöffnet, die Oberlippen werden etwas hoch-

gezogen. Mauzer treten vornehmlich dann auf, wenn man ein Jungtier von der Mutter und/oder den Wurfgeschwistern trennt. Die Tiere beginnen zuerst, einige leise Mauzer zu äußern, mit fortdauernder Trennung tritt dann immer mehr das intensivere Quärren an ihre Stelle. Beide Laute können in einer zusammenhängenden Lautfolge ausgebildet sein, ebenso können darin Misch- und Übergangsformen zwischen beiden auftreten (s. Abb. 218). Andere Jungtiere oder die Mutter antworten auf diese Lautäußerung hin nicht in signifikanter Weise mit dem gleichen Laut. Die Funktion dieser Rufform ist wohl darin zu sehen, daß sie den Zusammenhalt des Verbandes der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechterhalten hilft.

Die Intensität der Mauzer ist durchweg gering, ihre interne Intensitätsverteilung ist unterschiedlich, vorwiegend aber ziemlich gleichmäßig mit einem leichten Übergewicht der ersten Lauthälfte. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen können mehrfach in ihrer Lautstärke an- und abschwellen. Die Dauer der Mauzer beträgt 0,3—0,8 sec, die Mehrzahl liegt im unteren Teil dieses Bereichs. In Lautfolgen sind diese Rufe arhythmisch gereiht.

Am Aufbau der Mauzer können Frequenzanteile von 0,5 bis über 7 kHz beteiligt sein, regelmäßige Lücken sind dabei nicht ausgebildet, jedoch fehlen den meisten Lauten Anteile unterhalb 2 kHz. Mit der unterschiedlichen Tonhöhe der Mauzer ändert sich auch der Bereich der Frequenzen großer Amplitude und damit auch die Lage des Intensitätsmaximums. Vorwiegend sind die Anteile von 3—5 kHz intensiv, dann findet sich das Maximum meist um 3,3 kHz, tieferklingende haben nur wenige Anteile hoher Amplitude oberhalb 3 kHz, in diesen liegt das Intensitätsmaximum überwiegend bei 2,8 kHz. Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf zeigt meist ein Einsetzen mit relativ hohen Frequenzen, es folgt ein weiterer Anstieg bis ungefähr zur Rufmitte, danach erfolgt ein allmählicher Abfall zum Rufende hin, das sich aus tieferen Anteilen als der Anfang zusammensetzt. Der Aufbau entspricht also einer Bogenform mit partiell reduziertem aufsteigenden Schenkel. Die Frequenzverteilung zeigt ein gemischtes Bild, die einzelnen Formanten sind durch spektrale Anteile in Abschnitten ihres Verlaufs breit verwischt. Sie weisen eine Bogenform mit einem kurzen ansteigenden Schenkel und langem, tieferen Abfall in der zweiten Rufhälfte auf. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist in den einzelnen Rufen unterschiedlich; er kann zwischen ihren relativ höchsten Frequenzanteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Ende bis zu 2:1 und mehr betragen. Der Tonhöhenunterschied zwischen Beginn und Ende des Rufes in derselben Formante ist oft kaum geringer. Die Basalformante findet sich mit unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,5—5 kHz, meist ist nur noch eine weitere, weniger intensive Formante ausgebildet, deren Frequenzanteile sich zu denen der basalen wie 2:1 verhalten. Zwischen den Formanten sind stellenweise Anteile geringerer Amplitude und spektraler Verteilung ausgebildet.

#### 4.3.2 Altersklasse V

Während des Aufenthalts im Zoo Helsinki war es ebenfalls möglich, die Lautäußerungen dreier weiblicher Schneeleoparden zu beobachten und aufzuzeichnen, die 1973 geboren worden waren; sie waren alle wenig über ein Jahr alt und gehören somit der Altersklasse V an. Alle ihre Rufe waren eindeutig in das Kontinuum Mauzer/Hauptruf einzuordnen und relativ hell in ihrem Klang. Es kam wieder-

holt vor, daß innerhalb der Rufe, besonders der Hauptrufe, große Tonhöhensprünge auftraten; man konnte den Eindruck gewinnen, die Tiere seien im Stimmbruch.

4.3.2.1 Mauzen (s. Abb. 221, 222)

Die Mauzer sind vornehmlich kurze Laute geringer Intensität, sehr unterschiedlicher Tonhöhe und Klanghaftigkeit. Die Tiere äußern Mauzer relativ häufig, vorwiegend in Lautfolgen zusammen mit Hauptrufen. Schneeleoparden erzeugen diese Lautform in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar. Das Maul ist während der Artikulation der Mauzer sehr unterschiedlich weit geöffnet — wechselnd auch mit ihrer Tonhöhe —, meist jedoch nur gering bis mittelweit, die oberen Caninen sind nicht oder nur partiell sichtbar. Die Irbisse mauzen vorwiegend spontan, bisweilen antworten sie auch auf Rufe von Artgenossen mit Lautfolgen, in denen neben Hauptrufen Mauzer ausgebildet sind. Eine Funktion der Mauzer ist wohl darin zu sehen, im Nahbereich den Kontakt zwischen miteinander vertrauten Tieren aufrechtzuerhalten.

Die Intensität dieser Laute ist gering bis mittel, die zeitliche Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist durchweg gleichmäßig, es kommen aber auch Formen mit internen Intensitätsschwankungen vor. In aus mehreren Einzellauten gekoppelten Mauzern schwillt die Lautstärke wiederholt an und ab. Eine Trennung von Mauzen und Hauptruf ist in einem Bereich mittlerer Intensität nicht möglich, beide Lautformen gehören einem Kontinuum an. Die Länge der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3 und 0,8 sec; ihre Reihung in Lautfolgen, meist gemeinsam mit Hauptrufen, erfolgt arhythmisch. Der Frequenzbereich der am Aufbau dieser Rufform beteiligten Anteile kann von 0,2 bis über 7 kHz reichen, ist jedoch besonders in den hohen Frequenzen mit der unterschiedlichen Tonhöhe der einzelnen Laute sehr wechselnd, damit ändert sich auch die Lage der Frequenzen großer Amplitude. Sie variiert bei den meisten Rufen im Bereich zwischen 0,3—3,0 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich entsprechend von 0,6—2,2 kHz. Die Frequenzverteilung ist in der Mehrzahl der Mauzer eher klangartig, läßt aber bei vielen auch unterschiedlich große Bereiche spektraler Überlagerung erkennen. Die Formanten weisen einen Bogenverlauf auf, mit ansteigendem Schenkel im Lautanfang, die höchste Stelle wird um die Rufmitte erreicht, der Abfall ist dann bis zum Lautende meist etwas länger als die erste Rufhälfte und endet in relativ tieferen Frequenzanteilen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und vornehmlich Ende des Rufes ist nicht groß und beträgt selten mehr als ungefähr 7:5. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich von 0,2 bis 0,5 kHz ausgebildet, sie ist meist von geringer bis mittlerer relativer Amplitude. Die Lage der Formanten großer Intensität wechselt im Bereich unterhalb 2,5 kHz mit der Klangfarbe der Laute. Unterhalb 3 kHz finden sich zwischen 6 und 8 Formanten, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

4.3.2.2 Hauptruf (s. Abb. 223—228)

Diese Lautform stellt einen lauten, mauzartigen Ruf sehr unterschiedlicher Tonhöhe und wechselnder Klanghaftigkeit dar, meist ist die zweite Lauthälfte eher klangartig als der Anfangsteil. Kennzeichnend ist der deutliche Tonhöhenwechsel im Verlauf des Hauptrufes von einem helleren Beginn zum tiefen Ende. Einige sehr kurze Hauptrufe sind im wesentlichen auf die erste hellerklingende Rufhälfte be-

schränkt, auch in diesen Formen ist ein Tonhöhenunterschied im zeitlichen Ablauf des Rufes zu hören. Besonders eines der drei beobachteten Weibchen war recht ruffreudig, vornehmlich in den frühen Abendstunden; die beiden anderen wesentlich weniger. Die Tiere äußern die Hauptrufe in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist angedeutet. Das Maul ist im Anfangsteil dieser Rufform weit aufgerissen, so daß oft die oberen Caninen in ihrer vollen Länge freistehen, in der zweiten tieferklingenden Lauthälfte ist es wieder mehr geschlossen. Insgesamt variiert aber die Maulöffnung mit der wechselnden Intensität und Tonhöhe der Hauptrufe. Das sehr ruffreudige junge Schneeleopardenweibchen rief nach den Beobachtungen meist spontan, antwortete aber auch regelmäßig auf die Hauptruffolgen adulter Weibchen, die in der Nähe riefen, bzw. fiel in deren Lautfolgen mit ihren ein. Ebenso antwortete dieses eine Tier auch bisweilen auf Imitationen des Hauptrufes durch den Beobachter. Eine Funktion der Hauptrufe liegt wohl darin, den Kontakt zwischen Tieren über größere Distanz aufrechtzuerhalten bzw. herzustellen. Ob Tiere dieses Alters im Freiland noch im Verband der Wurfgeschwister, eventuell auch zusammen mit dem Muttertier, leben, ist meines Wissens nicht bekannt, so daß auch nicht zu entscheiden ist, ob den Hauptrufen in diesem Zusammenhang eine Funktion zukommt.

Ihre Intensität ist mittel bis groß, sie bilden mit den weniger lautstarken Mauzern ein Kontinuum. Die interne Intensitätsverteilung ist recht variabel, durchweg aber eher gleichmäßig. Bisweilen kommen Formen mit kurzem, schwachen Anlaut vor, in aus mehreren Einzelrufen gekoppelten schwillt die Lautstärke an und ab. Die Dauer der Hauptrufe beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4 bis 1,5 sec, die Mehrzahl ist um 1 sec. Sie treten vornehmlich in Lautfolgen auf — hier oft gemeinsam mit Mauzern —, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich im Aufbau der Hauptrufe ist besonders in seinen hohen Anteilen wechselnd mit der Klangfarbe der Rufe, grundsätzlich können Anteile zwischen 0,2 bis über 7 kHz vorhanden sein. Diejenigen großer Amplitude sind durchgehend unterhalb 3,5 kHz ausgebildet; dabei schwankt die relative Intensität der Frequenzen unter 0,5 kHz in den verschiedenen Rufen. Die höchste Amplitude erreichen vorwiegend Frequenzen zwischen 0,7—1,0 kHz, in einigen Lauten aber auch bis hinauf zu 1,9 kHz; die Lage des Intensitätsmaximums zeigt keine Regelmäßigkeit hinsichtlich seiner relativen zeitlichen Ausprägung im Rufverlauf. Nahezu durchgehend fehlen in allen Rufen für 0,2—0,3 sec nach Rufbeginn die Frequenzanteile unterhalb 1 kHz, nur wenige haben in diesem Bereich vor dem Hauptteil des Rufes einen kurzen, leisen Anlaut ausgebildet. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe im zeitlichen Verlauf zeigt folgende Merkmale: bis auf die Anteile unterhalb 1 kHz setzen alle wesentlichen im Bereich unter 4 kHz im Rufbeginn weitgehend simultan ein und bleiben in der ersten Lauthälfte am Aufbau beteiligt. In der zweiten Hälfte entfallen dann zum Rufende hin die hohen Frequenzen sukzessive, schließlich sind meist nur noch Anteile unterhalb 2 kHz vorhanden; einige Rufe erreichen aber auch zumindest anfangs der zweiten Lauthälfte ihre höchsten Anteile (s. Abb. 224). In der Mehrzahl der Hauptrufe ist der Anfangsteil deutlich reicher und intensiver an hohen Frequenzanteilen als die zweite Hälfte, die ihre hohe Amplitude im wesentlichen im basalen Bereich erreicht. In kurzen Hauptrufformen kann die zweite, tieferfrequente Rufhälfte weitgehend reduziert sein (s. Abb. 225, 226). Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist sehr unterschiedlich von nahezu rein klangartiger Ausbildung

(s. Abb. 224) bis zu stark geräuschhaft spektraler (s. Abb. 223), meist ist die zweite tieferklingende Rufhälte eher klangartig als der hellere Anfangsteil. Die Formanten lassen trotz teilweise spektraler Überlagerung und einiger Varianz durchweg einen Bogenverlauf erkennen, mit unterschiedlich langgezogenem, abfallendem Schenkel in der zweiten Lauthälfte. Der ansteigende Anfangsbogen im Rufbeginn ist in einigen Hauptrufen ebenfalls reduziert. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte des ersten Rufteils und den tiefsten im Rufende bis zu 2:1 und manchmal auch mehr betragen, ebenso zwischen Rufbeginn und -ende maximal ungefähr 2:1. Der im menschlichen Höreindruck sehr ausgeprägte Tonhöhenwechsel in dieser Rufform wird auch mit dadurch hervorgerufen, daß anfangs die intensiven Anteile zwischen 1 bis über 3 kHz zu finden sind, während im Lautende im wesentlichen die unterhalb 1 kHz große Amplitude haben. Die Basalformante ist mit in den einzelnen Rufen unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich von 0,2—1,5 kHz und bis auf den Anfangsteil meist mit relativ großer Intensität ausgebildet. In den mehr klangartigen Hauptrufen sind unterhalb 3 kHz 3—5 Formanten vorwiegend großer Amplitude vorhanden, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

#### 4.3.3 Weitere Lautelemente junger Schneeleoparden

Bei zwei ungefähr 3½monatigen Jungtieren wurde wiederholt das Prusten beobachtet. Nach dem Höreindruck klang es wenig heller als der entsprechende Laut der adulten Tiere, war jedoch ebenso rein geräuschhaft und wies eine deutliche Gliederung in Einzellautstöße auf. Die Tiere äußerten diesen Laut jeweils in Folgen von Mauzen und/oder Quärren, als sie einzeln von den Wurfgeschwistern und dem Muttertier abgesperrt worden waren. Bei den subadulten Irbissen in der AK V trat das Prusten regelmäßig im Zusammenhang der Lautfolgen aus Mauzern und Hauptrufen auf, ebenso häufig, wenn die Tiere sich spielerisch gegenseitig jagten. Es entsprach lautlich vom Höreindruck her voll dem Prusten adulter Tiere.

### 4.4 Tiger *(Panthera tigris)*

Einige Angaben zur Lautäußerung junger Tiger enthält Schaller (1967), eine tabellarische Zusammenstellung nach einer unveröffentlichten Untersuchung von Wolter und Linke (1967) gibt Tembrock (1970). Das dieser Untersuchung zugrundeliegende Tonbandmaterial umfaßt alle Altersklassen, ebenso sind die Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten junger Tiger relativ zahlreich.

#### 4.4.1 Altersklasse I

Junge Tiger haben während der ersten Lebenstage im wesentlichen nur eine Rufform, das rein geräuschhafte Quärren, das allerdings durch Überlagerung mit anderen Lautformen erheblich abgewandelt sein kann.

##### 4.4.1.1 Quärren (s. Abb. 229—233)

Diese „weinerlichen" Rufe unterschiedlicher Intensität und geräuschhaften Charakters sind ziemlich hell und von variabler Dauer. Normalerweise äußern die Jungtiere sie recht selten, die einzelnen Individuen sind aber sehr unterschiedlich ruffreudig. Bei intensiver Artikulation dieser Rufform ist ein deutliches Zusammenziehen der Körpermuskulatur zu sehen, das Maul ist weit aufgerissen; wegen der noch unterentwickelten Motorik der Jungen rufen sie meist im Liegen oder beim

Umherkrabbeln. Als auslösende Reize für das Quärren sind zu nennen: Hunger, Unterkühlung, andauernder Verlust des Körperkontaktes mit dem Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern, ebenso rufen die Jungen, wenn die Mutter sich z. B. so gelegt hat, daß sie sich nicht mehr bewegen können. Wohl selten äußern die Jungen das Quärren spontan und dann mit nur geringer Intensität. Bei Fortbestehen des auslösenden Reizes (z. B. Hunger) rufen die Jungtiere mit sich steigernder Lautstärke und über einen langen Zeitraum hin. Die Funktion des Quärrens ist sicherlich darin zu sehen, daß durch diese Rufe die Fürsorge des Muttertieres ausgelöst werden soll.

Ihre Intensität ist über einen erheblichen Bereich variabel, die Lautstärke kann angesichts der geringen Körpergröße der jungen Tiger beträchtlich sein. In ihrem zeitlichen Verlauf sind kürzere Rufe vorwiegend von nahezu gleichbleibender interner Intensitätsverteilung. Im Beginn setzen fast alle Frequenzanteile praktisch simultan gleich mit hoher Amplitude ein, der Abfall am Rufende ist im Lautspektrogramm nicht so abrupt; hier ist jedoch zu bedenken, daß der Halleffekt die Ausprägung dieses Merkmals überdeckt. Gedehnte Rufe und aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen zeigen Veränderungen der Intensität in ihrem Verlauf. In einigen Rufen ist auch ein leiser, kurzer Anlaut ausgebildet, erst darauf folgt dann mit hoher Intensität und ziemlich abrupt einsetzend der Hauptteil des Lautes. Die Länge des Quärrens beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4—1,8 sec, je nachdem, ob ein einzelner Laut stark gezerrt wird oder auch mehrere gekoppelt sind; nicht gedehnte Einzelrufe sind in der Regel kürzer als 1 sec. Sie treten vorwiegend in arhythmischen Lautfolgen auf. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile im Bereich von 0,25 bis über 7 kHz, unterhalb 1 kHz sind in vielen Rufen nur stellenweise oder gar keine Frequenzen ausgebildet. Ansonsten sind sie im übrigen Bereich ziemlich gleichmäßig und ohne regelmäßig auftretende Lücken verteilt. Große Amplitude haben die Anteile zwischen 2—6 kHz, die größte findet sich bei 2,5—3 kHz. In den meisten Rufen ändert sich der Frequenzaufbau im Zeitverlauf nur wenig. Der Rufbeginn ist weitgehend gleichzeitig im Einsetzen aller Anteile, für das Rufende läßt sich hierzu wegen des Halleffektes keine genaue Aussage machen. Frequenzanteile unterhalb 1 kHz sind vorwiegend in der zweiten Rufhälfte ausgebildet. In den Rufen mit Anlaut setzt sich dieser im wesentlichen nur aus Anteilen unter 3 kHz zusammen, der anschließende Hauptteil ist wie die besprochene einteilige Rufform aufgebaut. Die Frequenzverteilung im Quärren junger Tiger ist ganz überwiegend spektral, läßt jedoch stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

Nach den bisherigen Beobachtungen wird das Quärren ungefähr gegen Ende der zweiten Lebenswoche deutlich heller und etwas weniger geräuschhaft in seinem Charakter; hierzu müssen jedoch noch weitere Auswertungen anhand von zusätzlichem Tonbandmaterial erfolgen.

### 4.4.2 Altersklasse II

Neben das Quärren, das mit nur wenig verändertem Lautcharakter erhalten bleibt, tritt als weitere Rufform bei jungen Tigern dieser Altersstufe das vorwiegend leise Mauzen; es ist nahezu rein klanghaft und hell mit meist deutlichem internen Tonhöhenwechsel. Beide Rufformen bilden eine große Vielfalt von Misch- und Übergangsformen miteinander (s. Abb. 236).

4.4.2.1 Quärren (s. Abb. 234, 235)

Dieses Lautelement ist jetzt vorwiegend intensiv. Es klingt hell und überwiegend geräuschhaft, „weinerlich“ rauh, die Rufe sind von unterschiedlicher Dauer. Sie sind wie im bisherigen Verlauf der Entwicklung relativ selten zu hören, obwohl zwischen einzelnen Individuen erhebliche Unterschiede in der Rufhäufigkeit bestehen. Die Jungtiere erzeugen das Quärren in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist sichtbar. Beim Rufen ist in den intensiven Formen das Maul weit geöffnet, und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die ungefähr gegen Ende des ersten Lebensmonats durchbrechenden oberen Caninen (Schneider 1959) in ihrer vollen Länge freiliegen. Die auslösenden Reize für diese Rufform sind Hunger, Unterkühlung, Trennung von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier, bisweilen antworten die Jungen auch auf das Quärren anderer Jungtiere mit der gleichen Lautäußerung. Die Funktion dieser Rufform dürfte also einmal darin liegen, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, andererseits aber wohl auch bei der zunehmenden Mobilität der Jungen den Zusammenhalt der Wurfgeschwister miteinander und mit dem Muttertier aufrechtzuerhalten.

Die Intensität des Quärrens ist bei jungen Tigern dieser Altersstufe vorwiegend relativ hoch, leise Formen sind selten. Interne Veränderungen der Intensität im Zeitverlauf der Rufe sind kaum oder nur gering ausgebildet. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Laute oder stark gedehnte Rufe weisen aber interne Schwankungen ihrer Lautstärke auf. Entsprechend variabel ist die Rufdauer, sie beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3—1,8 sec, dabei ist auch die Mehrzahl der einzelnen und nicht gedehnten Rufe länger als 0,6 sec. Meist erfolgt die Artikulation des Quärrens in Lautfolgen, in diesen bestehen zwischen den Einzelrufen keine regelmäßigen Pausen. Die Laute enthalten Frequenzanteile zwischen 0,25 bis über 7 kHz, mit dem zweiten Lebensmonat nimmt die relative Amplitude der Anteile oberhalb 5 kHz deutlich ab. Die Frequenzen großer Intensität finden sich von 2—5 kHz. Die Lage der intensivsten verändert sich im Verlauf dieser Altersklasse; bis in den zweiten Lebensmonat hinein sind sie zwischen 3—4 kHz ausgebildet, gegen Ende des dritten tiefer zwischen 2—3 kHz. In fast allen Rufen fehlen in Teilen ihres Verlaufs oder über ihre gesamte Dauer Frequenzanteile unterhalb 1 kHz. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus innerhalb des Quärrens zeigt im Beginn ein ziemlich simultanes Einsetzen der Anteile im Hauptbereich bis ca. 4 kHz, allerdings nicht für alle gleich mit hoher Amplitude, ihr Abbrechen am Lautende ist weniger abrupt. Eine exakte Auswertung ist hier aber wegen des Halleffekts nicht möglich. Insgesamt ist die erste Rufhälfte reicher an relativ höheren Frequenzen als der zweite Teil, ansonsten weist das Quärren aber eine weitgehend im Rufverlauf gleichbleibende Frequenzzusammensetzung auf. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist überwiegend geräuschhaft spektral, läßt aber stellenweise auch die Ausbildung einzelner Formanten erkennen.

4.4.2.2 Mauzen (s. Abb. 237)

Das Mauzen ist ein heller, klangartiger Laut meist relativ geringer Intensität, in dessen Verlauf ein interner Tonhöhenwechsel ausgebildet ist. Insgesamt äußern die jungen Tiger diese Rufform nicht häufig, bisweilen aber wohl auch spontan. Die Tiere mauzen in jeder Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder kaum sichtbar, das Maul ist bei der Lautäußerung sehr unterschiedlich weit geöffnet, durchweg jedoch zumindest mittelweit. Neben der

teilweise spontanen Artikulation des Mauzens lassen sich einige auslösende Reize für dieses Lautelement nennen. Nach der Trennung von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier beginnen die Jungtiere zuerst, die klaren, hellen und weniger lautstarken Mauzer zu rufen, gehen dann aber bei Fortdauer der Situation zu dem intensiven Quärren über; dabei können beide Ruftypen auch in Mischformen mit variierendem relativen Anteil auftreten (s. Abb. 236). Aus den vorliegenden Beobachtungen ist es wahrscheinlich, daß die Funktion der Mauzer darin liegt, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Mauzer ist relativ gering, kurze Formen sind durchweg von gleichbleibender Lautstärke, gedehnte oder aus mehreren Einzelrufen gekoppelte weisen deutliche interne Intensitätsschwankungen auf. Ihre Dauer ist unterschiedlich, einzelne Mauzer mit variabler Dehnung sind zwischen 0,35—0,6 sec lang, gekoppelte Formen im ausgewerteten Tonbandmaterial bis zu 1,5 sec. Sind mehrere Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, so bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Die Frequenzzusammensetzung dieser Rufform kann Anteile im Bereich von 0,25 bis über 7 kHz umfassen, in vielen Rufen fehlen aber die im basalen Bereich unterhalb 1 kHz und die im oberen über 5 kHz. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich im wesentlichen zwischen 1,5—5 kHz, in einigen Rufen allerdings auch nur hinauf bis zu 3 kHz, das Intensitätsmaximum ist durchweg zwischen 2—3 kHz erreicht. Der Frequenzaufbau der Mauzer zeigt eine deutliche Änderung im zeitlichen Ablauf. Um die Rufmitte sind die höchsten Anteile ausgebildet, Rufbeginn und -ende setzen sich aus tieferen Frequenzen zusammen; es ergibt sich damit eine Bogenform. Die Frequenzverteilung ist nahezu rein klangartig, mit teilweise geringer spektraler Überlagerung der Formanten. Diese sind deutlich ausgebildet und haben einen Bogenverlauf, ihr interner Tonhöhenwechsel kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten vornehmlich am Ende bis zu 3:2 betragen, ist meist jedoch kleiner. Die Basalformante findet sich mit geringer bis mittlerer Amplitude im Bereich zwischen 1—1,5 kHz in variabler Frequenzzusammensetzung, tiefere Frequenzanteile sind spektral verteilt. Unterhalb 4 kHz sind je nach der Tonhöhe des Mauzers und dem Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante 3—5 Formanten ausgebildet; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

#### 4.4.3 Altersklasse III

In dieser Alterstufe lassen sich bei jungen Tigern drei Rufformen unterscheiden, die untereinander in vielfältiger Weise durch Übergangsformen verbunden sind. Neben die weiter fortbestehenden Ruftypen Quärren und Mauzen tritt — erstmals gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres beobachtet — eine intensive Rufform mit mauzartigem Charakter, der Hauptruf, mit deutlicher Zweigliederung in eine helle erste Rufhälfte und einen tieferklingenden zweiten, gedehnten Teil. Die schon in den vorhergehenden Altersklassen vorhandenen Rufformen Quärren und Mauzen werden zunehmend dunkler in ihrem Lautcharakter, obwohl Mauzer auch noch erstaunlich hell angesichts der Körpergröße der Tiere sein können. Zwischenformen beider Lautelemente sind aufgezeichnet (s. Abb. 240).

##### 4.4.3.1 Quärren (s. Abb. 238, 239)

Das Quärren ist weiterhin überwiegend geräuschhaft rauh und „weinerlich“, durchweg von großer Lautstärke. Es tritt bei jungen Tigern dieser Alterstufe nur

noch recht selten auf und verschwindet wohl als eigenständige Rufform mit typischer Struktur gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres. Die Tiere können das Quärren in beliebiger Körperhaltung äußern, rufen jedoch vorwiegend in Bewegung oder im Stehen, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar. Das Maul ist dabei weit geöffnet und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen ganz freiliegen. Als auslösender Reiz für die Artikulation dieser Rufform ist im wesentlichen die Trennung eines Jungen von seinen Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier zu nennen. Junge antworten mit Quärren oder andersartigen Rufen bisweilen auf die gleiche Lautäußerung eines anderen Tieres. Die Funktion dieser Rufform dürfte weiterhin darin liegen, die Fürsorge des Muttertieres auszulösen und den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit der Mutter auch über relativ größere Distanz aufrechtzuerhalten. Führende Weibchen beantworten das Quärren ihrer Jungen ziemlich regelmäßig mit Mauzern, Hauptrufen oder auch Hauptrufen mit Nachstoßelement, innerhalb solcher Lautfolgen ist dann häufig ebenfalls das Prusten ausgebildet.

Die Intensität des Quärrens ist meist relativ hoch, mit der zunehmenden Körpergröße der Jungtiere steigt auch die absolute Lautstärke der Rufe. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist durchweg gleichmäßig. Die Dauer der Rufe beträgt zwischen 0,3—1,5 sec, die Mehrzahl ist länger als 0,5 sec. In Lautfolgen sind Quärrlaute arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile von 0,25 bis über 7 kHz; in einigen Rufen fehlen solche unterhalb 1,0 kHz und oberhalb 6 kHz stellenweise. Große Amplitude haben die Frequenzen zwischen 1 bis 4 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich von 1,0—1,5 kHz. Der Frequenzaufbau ist im Rufverlauf weitgehend gleichbleibend im simultanem Einsetzen der Anteile im Beginn und ebensolchem Abbrechen am Lautende. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend spektral, nur im basalen Bereich sind einzelne Formanten stellenweise in ihrem Verlauf angedeutet.

#### 4.4.3.2 Mauzen (s. Abb. 241, 242)

Die klanghaften, hellen Mauzlaute erweitern in dieser Altersklasse ihr Spektrum wesentlich auch zu tieferklingenden Formen hin, ein interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf ist weiterhin meist deutlich. Die jungen Tiger äußern diese Laute recht häufig, manchmal wohl auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist kaum oder gar nicht bemerkbar, das Maul ist sehr unterschiedlich weit geöffnet. Neben der spontanen Lautartikulation lassen sich auch auslösende Reize für diese Rufform anführen. Nach der Trennung von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier beginnen die Jungen meist zu mauzen, bei Fortdauer dieser Situation treten dann intensivere Lautelemente an die Stelle der Mauzer; ebenso antworten sich Jungtiere häufig gegenseitig auf ihre Mauzer mit der gleichen Lautform. Deren Funktion dürfte wohl darin bestehen, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister miteinander und mit dem Muttertier im Nahbereich zu gewährleisten.

Die Intensität der Mauzer ist relativ gering, einfache Laute haben vorwiegend eine weitgehend gleichbleibende Intensitätsverteilung in ihrem Zeitverlauf, manche zeigen auch einen zweisilbigen/-teiligen Aufbau mit leisem Anlaut und anschließendem Hauptteil des Lautes. In Formen, in denen mehrere Einzellaute zu einem zusammenhängenden Mauzer gekoppelt sind, schwankt die Lautstärke deutlich im Rufverlauf. Die Dauer der Mauzer beträgt zwischen 0,25—2,2 sec, die einfachen

Laute sind durchweg kürzer als 1,0 sec. In Folgen aus Mauzern bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung wechselt erheblich mit ihrer unterschiedlichen Tonhöhe, grundsätzlich können Anteile aus dem Bereich zwischen 0,2—7 kHz ausgebildet sein. Entsprechend der variablen Klangqualität der Mauzer ändert sich besonders auch der Grad der Intensität höherer Frequenzen. Große Amplitude erreichen im wesentlichen die Anteile unterhalb 2 kHz, in manchen Rufen allerdings auch bis hinauf zu 3,5 kHz; die größte findet sich durchweg bei 0,9—1,1 kHz. Der Frequenzaufbau dieser Rufform weist keine regelmäßigen Lücken auf, seine zeitliche Veränderung zeigt meist ein leichtes Vorherrschen der relativ tieferen Anteile im Rufbeginn und -ende, um die Rufmitte sind höhere ausgebildet; damit ergibt sich eine Bogenform. Die Frequenzverteilung ist überwiegend bis nahezu rein klangartig, läßt jedoch teilweise auch Bereiche spektraler Überlagerung erkennen. Die Formanten haben einen Bogenverlauf von in den einzelnen Lauten unterschiedlicher Überhöhung. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante beträgt zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten am Anfang und Ende des Mauzers um 7:5, bisweilen wohl auch mehr, in anderen Lauten weniger. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet und von relativ geringer Intensität, die Formanten hoher Amplitude finden sich um 1 kHz. Unterhalb 1 kHz sind vorwiegend 5 Formanten zu finden, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . . ; dazwischen sind manchmal stellenweise spektral verteilte Anteile geringer Intensität vorhanden. Die hellen Mauzformen (s. Abb. 242) setzen sich aus wesentlich weniger Formanten (2 oder 3) zusammen, der Formantquotient ergibt sich damit entsprechend. Auch hier ist die intensivste um 1 kHz ausgebildet.

4.4.3.3 Hauptruf (s. Abb. 243—245)

Der Hauptruf ist ein längerer, mauzartiger Ruf durchweg großer Lautstärke, er weist einen deutlichen internen Tonhöhenunterschied zwischen dem hellen, eher geräuschhaften Anfangsteil zum tiefen, mehr klangartigen Rufende auf. Diese Rufform wurde erstmals bei zwei fünfmonatigen männlichen Jungtieren beobachtet. Hauptrufe sind recht selten zu hören, sie treten mit fortschreitender Entwicklung wohl zunehmend an die Stelle des Quärrens. Die Körperhaltung beim Rufen ist nicht fixiert, meist rufen die Jungtiere jedoch im Gehen oder Stehen, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiven Formen deutlich. Das Maul ist in der ersten Rufhälfte weit geöffnet und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind; in dem zweiten Lautabschnitt ist es wieder mehr geschlossen, die Oberlippen bedecken die Caninen weitgehend oder ganz. In den beobachteten Fällen waren die auslösenden Reize für die Artikulation des Hauptrufes Trennung vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern. Dabei antworteten die Jungen sich oft gegenseitig, wie auch der Mutter, wenn diese Hauptrufe, Mauzer oder Hauptrufe mit Nachstoßelement auf ihre Rufe hin äußerte. Die Funktion der Hauptrufe dürfte darin liegen, die Fürsorge der Mutter auszulösen, ebenso auch den Kontakt in der Gruppe der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier über größere Entfernungen aufrechtzuerhalten.

Die Intensität dieser Rufform ist angesichts der Körpergröße der Jungtiere erheblich, sie weist eine ziemlich homogene interne Verteilung auf. In manchen ist ein leiser Anlaut vor dem intensiven Hauptteil des Rufes ausgebildet, beide Komponen-

ten können zusammenhängen (s. Abb. 243) oder auch bis zu 0,05 sec voneinander getrennt sein. Gekoppelte Formen haben deutliche interne Intensitätsschwankungen. Die Dauer der Hauptrufe beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,9 bis 1,6 sec, die Mehrzahl ist länger als 1,1 sec; aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen sind bis zu 2,0 sec. In Lautfolgen — auch zusammen mit anderen Rufformen — sind Hauptrufe ohne regelmäßige Pausen zwischen den Einzelrufen gereiht. Sie setzen sich aus Frequenzbestandteilen im Bereich von 0,2 bis über 7 kHz zusammen, sind jedoch in den einzelnen Lauten unterschiedlich im Grad der Ausbildung höherer Anteile oberhalb 5 kHz. Die Frequenzen großer Amplitude sind im wesentlichen die unter 3 kHz, das Intensitätsmaximum erreichen vorwiegend im Übergang von der helleren ersten zur tiefen zweiten Rufhälfte Anteile zwischen 0,6—1,0 kHz. Der Frequenzaufbau der Hauptrufe weist keine regelmäßigen Lücken auf, aber eine deutliche Änderung im zeitlichen Verlauf. Die erste Rufhälfte ist reicher und relativ intensiver in hohen Frequenzanteilen als der zweite Teil des Lautes, wo im wesentlichen Anteile unterhalb 1,5 kHz die Zusammensetzung bestimmen. Die erste, höherfrequente Rufhälte ist häufig ziemlich simultan im Einsetzen aller Anteile. In den Formen mit Anlaut enthält dieser nur wenig intensive Frequenzen unterhalb 3 kHz, so daß dann der Sprung zu dem hellen Beginn des Hauptteils des Rufes sehr deutlich ist. Trotz einiger Variabilität in der Frequenzverteilung ist doch allgemein die erste, hochfrequente Rufhälfte eher spektral und die zweite, tiefe mehr klangartig aufgebaut, allerdings sind auch im Anfangsteil einzelne Formanten in ihrem Verlauf teilweise sichtbar. Sie haben eine Bogenform, die im zweiten Rufabschnitt in einem längeren, leicht abfallenden Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf beträgt zwischen ihren höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten am Ende des Lautes wohl kaum mehr als ungefähr 7:5. Der Höreindruck eines deutlichen Tonhöhenunterschieds innerhalb des Hauptrufes kommt dadurch zustande, daß anfangs die relativ intensivsten Frequenzanteile auf Formanten zwischen ca. 0,9 und 1,5 kHz liegen, gegen Ende des Lautes aber alle unterhalb 1 kHz bis hinab zu 0,2 kHz auf anderen Formanten. Es findet im Rufverlauf also eine Verlagerung der Hauptintensitäten zwischen einzelnen Formanten statt. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich von 0,2—0,25 kHz ausgebildet, sie hat im Rufbeginn nur geringe Intensität, ist in der zweiten Hälfte des Lautes aber von großer Amplitude. Unterhalb von 2 kHz sind 9—10 Formanten vorhanden, im ersten Rufteil können es bei Ausbildung von Nebenformanten geringerer Intensität auch mehr sein. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , mit Nebenformanten verändert sich die Reihe.

#### 4.4.4 Altersklasse IV

Mit zunehmendem Alter ergeben sich weitere Veränderungen im Lautrepertoire junger Tiger. Die relativ häufigste Lautäußerung stellt weiterhin eine große Vielfalt von Mauzern dar; das Quärren ließ sich im zweiten Lebenshalbjahr nicht mehr feststellen. Erstmals bei ungefähr zehnmonatigen Jungtieren trat eine neue Rufform, der Hauptruf mit Nachstoßelement, auf; dieser ist durch eine helle, mehr klangartige erste Rufhälfte und ein tiefes, geräuschhaft rauh nachgestoßenes Ende gekennzeichnet. Alle Rufformen sind zunehmend dunkler in ihrem Charakter. Für den Hauptruf liegen in dieser Altersklasse keine Beobachtungen und Tonbandaufzeichnungen vor.

4.4.4.1 Mauzen (s. Abb. 246—248)

Die Mauzlaute sind von sehr unterschiedlichem Klangcharakter und variabler Tonhöhe, jedoch mit fortschreitender Entwicklung zunehmend tiefer, es kommen allerdings daneben auch relativ helle Formen vor. Ein interner Tonhöhenwechsel ist in den meisten Mauzern nur noch schwach ausgebildet. Die Tiere äußern die Mauzer vorwiegend wohl spontan, sie stellen die vorherrschende Rufform in dieser Altersklasse dar. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht wahrnehmbar, die Maulöffnung variabel. Beobachtungen und Versuche, die auf die für die Artikulation dieser Rufform auslösenden Reize und ihre Funktion Schlüsse zuließen, waren nicht möglich; es ist aber anzunehmen, daß die Funktion der Mauzer weiterhin im Dienste des Zusammenhalts des Verbandes der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich liegt.

Die Intensität dieser Laute ist durchweg gering und im zeitlichen Verlauf ziemlich gleichbleibend. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen weisen mehrfache interne Veränderungen ihrer Lautstärke auf, ebenso können in gedehnten Mauzern Intensitätsschwankungen auftreten. Ihre Dauer ist entsprechend variabel und beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4—3,0 sec, einfache Laute sind meist nicht länger als 0,8 sec. Innerhalb von Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt je nach ihrer Klangfarbe sehr unterschiedliche Anteile, grundsätzlich können Frequenzen zwischen 0,2—7 kHz am Aufbau beteiligt sein. Mit zunehmendem Alter geht allerdings der relative Grad der Ausbildung höherer Frequenzen zurück. Bei jüngeren Tieren wenig über sechs Monate alt können Mauzer Anteile größerer Amplitude bis über 5 kHz enthalten, bei älteren kaum über 3 kHz. Auch die Lage der intensivsten Frequenzen verändert sich im Verlauf dieser Altersklasse von wenig oberhalb 1 kHz bis ungefähr 0,7 kHz gegen Ende des ersten Lebensjahres. Der Frequenzaufbau weist keine regelmäßigen Lücken auf, im zeitlichen Rufverlauf ist er weitgehend gleichbleibend mit nahezu simultanem Einsetzen der Hauptfrequenzanteile im Rufbeginn; im Rufende sind die unter 1 kHz etwas gedehnt, die übrigen brechen fast gleichzeitig vorher ab. Die Frequenzverteilung in den Mauzern ist überwiegend klangartig mit einzelnen Bereichen spektraler Überlagerung, der Formantverlauf läßt deutlich eine Bogenform erkennen — teilweise mit geringen, phasischen Tonhöhenänderungen —, diese ist in den gekoppelten Rufformen mehrfach wiederholt (s. Abb. 247). Der in den einzelnen Rufen innerhalb einer Formante durchlaufene Tonhöhenwechsel ist unterschiedlich groß und kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Anfang und Ende des Lautes bis 3:2 betragen, ist meist jedoch geringer, besonders in den tiefklingenden Mauzern. Die Basalformante findet sich mit wechselnder Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,2—0,4 kHz und ist von unterschiedlicher Intensität, in den tiefklingenden Lauten aber durchweg von hoher Amplitude. Die Anzahl der unterhalb 3 kHz ausgebildeten Formanten ist variabel, bisweilen sind auch partiell Nebenformanten vorhanden; je nach Klangfarbe des Mauzers und internem Tonhöhenwechsel in einer Formante sind es ungefähr 4—14, einschließlich Nebenformanten. Der Formantquotient lautet 1:2:3:4: . . . , in Mauzern mit Nebenformanten ergibt er sich z. B. mit 1:3/2:2:5/2:3: . . .

4.4.4.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 249, 250)

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine Rufform unterschiedlicher, jedoch

vorwiegend relativ großer Intensität, die in ihrem Verlauf von einem hellen Anfangsteil zu der tieferklingenden, geräuschhaft rauhen zweiten Rufhälfte einen deutlichen Tonhöhenabfall aufweist. In dem zweiten Lautteil, dem Nachstoßelement, ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ausgebildet. Diese Rufform ist nicht häufig zu beobachten, sie wird meist im Gehen artikuliert, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur schwach sichtbar. Das Maul ist beim Rufen anfangs meist weit geöffnet, und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen, im abschließenden Rufteil, dem Nachstoßelement, ist das Maul wieder weiter geschlossen, die oberen Caninen sind zum größten Teil oder ganz durch die Oberlippen bedeckt. Neben bisweilen spontaner Artikulation ist als ein auslösender Reiz für diese Rufform die Trennung eines Jungen von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier zu nennen. Damit dürfte auch die Funktion des Hauptrufes mit Nachstoßelement in der Aufrechterhaltung des Zusammenhalts der Jungen miteinander und mit der Mutter über größere Distanz zu sehen sein.

Die Intensität dieser Rufform ist durchweg relativ hoch, allerdings kann auch in leiseren Formen ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Die zeitliche Intensitätsverteilung im gesamten Rufverlauf ist insgesamt ziemlich gleichmäßig, die größte Amplitude ist meist im Übergang vom ersten, helleren Rufteil zum Nachstoßelement erreicht. Der rhythmische Intensitätswechsel hier ist im Lautspektrogramm strukturell nur wenig deutlich, läßt jedoch teilweise die alternierenden Phasen größerer und geringerer Amplitude von je ca. 0,01 sec Dauer erkennen. Die Ruflänge beträgt in den ausgewerteten Tonbandaufnahmen zwischen 0,7—1,2 sec. Meist sind die Hauptrufe mit Nachstoßelement zu mehreren in Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile von 0,2—7 kHz, die oberhalb 4 kHz sind nur partiell ausgebildet. Große Amplitude haben vorwiegend die Frequenzen unterhalb 2 kHz, die größte erreichen die zwischen 0,4—0,8 kHz. Der Frequenzaufbau weist keine regelmäßigen Lücken auf, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf zeigt eine stärkere Ausbildung höherer Frequenzanteile im Nachstoßelement gegenüber der hellerklingenden ersten Rufhälfte. Im Rufbeginn setzen die wesentlichen basalen Anteile unter 2 kHz ziemlich simultan ein, im Rufende sind diejenigen unter 1 kHz etwas gedehnt. Das lautspektrographische Bild der Frequenzverteilung bestätigt den menschlichen Höreindruck von dieser Lautform mit einem überwiegend klangartigen ersten Rufteil und vorherrschend geräuschhaft spektraler Zusammensetzung des Nachstoßelements. Die Formanten zeigen in der ersten Rufhälfte einen flachen Bogenverlauf, im Nachstoßelement sind sie durch spektrale Anteile weitgehend überlagert. Daher ist der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante über den gesamten Rufverlauf auch nicht genau zu messen, er dürfte aber zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Lauthälfte und den tiefsten vornehmlich am Rufende kaum größer als ungefähr 6:5 sein. Der deutlich hörbare Tonhöhenabfall vom ersten zum zweiten Rufteil kommt dadurch zustande, daß sich anfangs die relativ intensivsten Anteile zwischen 0,6—1,3 kHz finden, im Nachstoßelement dann aber tiefer bei 0,2—0,7 kHz. Die Basalformante ist im Bereich von 0,2—0,25 kHz ausgebildet und hat in der ersten Rufhälfte relativ geringe Amplitude, im Nachstoßelement ist sie aufgrund der spektralen Frequenzverteilung nicht ausgebildet. Im klangartigen Rufbeginn finden sich unterhalb 1 kHz 4—5 Formanten, nur die drei oberen davon sind intensiv; der Formantquotient beträgt 1:2:3:4:5.

#### 4.4.5 Altersklasse V

Von heranwachsenden Jungtigern dieser Alterstufe liegt relativ wenig Material zur Auswertung vor. Alle Rufformen sind weiter zunehmend dunkler in ihrem Klangcharakter, die absolute Intensität der lauten nimmt offensichtlich mit der Körpergröße auch fortschreitend zu. Häufigste Lautäußerung bleiben Mauzer in großer Vielfalt, nur diese konnten aufgezeichnet werden; ferner beobachtet wurden Hauptrufe und Haupfrufe mit Nachstoßelement.

##### 4.4.5.1 Mauzen (s. Abb. 251, 252)

Innerhalb der jetzt meist dunklen Mauzer ist kaum noch ein Tonhöhenwechsel wahrzunehmen; sie bleiben durchweg klangartig in ihrem Aufbau, zeigen in diesem Merkmal jedoch auch zunehmende Varianz. Subadulte Tiger mauzen relativ oft spontan. Zu Auslösung und Funktion dieses Lautelements lassen sich aus den Zusammenhängen, in denen es bei Tieren dieser Altersklasse beobachtet wurde, kaum Schlüsse ziehen. Die Mauzer werden in beliebiger Körperhaltung artikuliert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht sichtbar, die Maulöffnung dabei ist variabel.

Ihre Intensität ist gering bis mittel, die zeitliche Intensitätsverteilung ist in kurzen Lauten durchweg ziemlich gleichbleibend, in langgedehnten kann sie Veränderungen im Rufverlauf aufweisen. Aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen schwellen in ihrer Lautstärke wiederholt an und ab. Über einen großen Bereich schwankt entsprechend die Rufdauer, einfache Mauzer sind 0,7—1,2 sec lang, aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte bis zu 5,5 sec. Sind mehrere Rufe zu einer Lautfolge gereiht, so bestehen zwischen ihnen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung wechselt mit ihrer Klangfarbe im Bereich der höheren Anteile; allgemein können Frequenzen zwischen 0,2—6 kHz am Aufbau beteiligt sein, die meisten Laute sind jedoch auf den Bereich unterhalb 3 kHz beschränkt. Alle Anteile großer Amplitude finden sich unter 2 kHz, die größte erreichen diejenigen von 0,5—0,7 kHz. Der Frequenzaufbau dieser Rufform weist keine regelmäßigen Lücken auf und ist im Zeitverlauf weitgehend gleichbleibend; das Einsetzen der Frequenzanteile unter 2 kHz im Beginn erfolgt fast simultan, am Ende sind diejenigen unterhalb 1 kHz etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend klangartig mit nur kleinen Bereichen teilweise spektraler Überlagerung. Der Formantverlauf läßt eine flache Bogenform erkennen; der innerhalb einer Formante zwischen ihren relativ höchsten Anteilen ungefähr in der Lautmitte und ihren tiefsten am Anfang und vornehmlich am Ende des Mauzers überwundene Tonhöhenunterschied ist durchweg kleiner als 3:2. Die Basalformante im Bereich um 0,2 kHz ist je nach der Klangfarbe des Lautes von unterschiedlicher relativer Intensität. Unterhalb von 1 kHz sind noch 3—4 weitere Formanten überwiegend großer Amplitude vorhanden; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

#### 4.4.6 Weitere Lautformen junger Tiger

Von den Lautäußerungen adulter Tiger, die in dieser Untersuchung erfaßt sind, wurde bei Jungtieren das Prusten ebenfalls beobachtet. Es tritt wohl schon mit der zweiten Lebenswoche erstmals auf. Wegen seiner relativ geringen Intensität ist es dann aber nur aus kürzester Distanz zu hören. Bei heranwachsenden Tigern ist es dann später oft und deutlich wahrzunehmen und bleibt während der gesamten Jugendentwicklung eine häufige Lautäußerung.

4.4.6.1 Prusten (s. Abb. 253, 254)

Dieses Lautelement ist auch bei den Jungen kurz und rein geräuschhaft, es erinnert an ein dumpfes Schnauben. Erkennbar ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ausgebildet. Der Laut setzt sich aus mehreren intensiven Einzellautstößen zusammen, die jeweils durch eine kurze Zwischenphase geringerer Amplitude getrennt sind. Das Prusten ist im Verband der Jungtiere mit der Mutter regelmäßig zu beobachten. Obwohl SCHALLER (1967) hierzu keine näheren Angaben macht — seiner Aufmerksamkeit könnte aufgrund der großen Beobachtungsdistanz dieser Laut entgangen sein —, ist es wahrscheinlich, daß die hohe Artikulationsrate des Prustens bei jungen Tigern nicht durch die Haltungsbedingungen in zoologischen Gärten bedingt ist, sie dürfte ursprünglich sein. Die Jungtiere äußern diesen Laut in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist manchmal in einem schwachen Zusammenziehen der Bauchmuskulatur angedeutet. Die Jungen prusten mit nahezu geschlossenem Maul, nur die Oberlippen sind ganz leicht hochgezogen und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, ebenso erweitern die Nasenöffnungen sich geringfügig; meist heben die Tiere bei der Lautgebung den Kopf kurz an. Bisher war es nicht möglich zu überprüfen, wieweit das Prusten junger Tiere in Erzeugung und Lautausformung kehlige und/oder nasale Anteile hat; nach dem Höreindruck zu urteilen, ist es im wesentlichen kehlig gebildet, ein Luftstrom durch die Nase ist aber auch beteiligt. Mit großer Sicherheit löst die gleiche Lautäußerung eines anderen Tigers oder auch die Imitation des Lautes durch einen Menschen das Prusten bei Jungtieren aus. Regelmäßig prusten sie auch bei gegenseitiger Annäherung mit Wurfgeschwistern oder dem Muttertier; ebenfalls gegen Artgenossen oder bisweilen auch andere große Feliden in angrenzenden Gehegen, wenn diese sich auf geringe Distanz nähern. Dieses Lautelement hat wahrscheinlich Beschwichtigungsfunktion zwischen den Wurfgeschwistern und gegen adulte Tiere, wobei es sowohl aggressive Tendenzen des Gegenüber hemmen als auch die „friedlichen eigenen Absichten“ kundtun soll. Wieweit diese Zusammenhänge auch in der Lautäußerung gegen das Muttertier gelten und ob hier eventuell weitere Funktionsinhalte hinzutreten können, muß vorläufig noch offen bleiben.

Die Intensität des Prustens ist gering, der interne Intensitätswechsel, der sich aus dem Aufbau aus einzelnen, zusammenhängenden Lautstößen ergibt, ist hingegen deutlich. Die Anzahl der Impulse beträgt 4—7, die in der zweiten Lauthälfte sind durchweg intensiver, im Beginn sind bei sehr jungen Tieren 1—2 kurze, schwache ausgebildet. Insgesamt ergeben sich in diesem Aufbau im Verlauf der Entwicklung einige Veränderungen. Während bei Jungtieren ungefähr ab dem zweiten Lebenshalbjahr die letzten Einzellautstöße ziemlich verschmolzen sind, lassen sie sich in früherem Alter noch deutlich wie auch die anfänglichen voneinander trennen. Die ersten Impulse sind auch durchweg kürzer als die abschließenden. Bei jüngeren Tieren ist der Aufbau der Einzellautstöße aus einem basalen, kompakten und intensiven Impuls und einem etwas dagegen versetzten, höherfrequenten, der in seinen Frequenzanteilen stärker verwischt ist, deutlich zu erkennen (s. Abb. 253, 254). Bei diesen sind am Lautbeginn nur die kompakten vorhanden, hier auch mit höheren Anteilen und weiter auseinander (s. Abb. 253). Die genaue Klärung der strukturellen Merkmale des Prustens sehr junger Tiger bedarf noch weiterer Materialsammlung. Mit zunehmendem Alter scheint die relative Intensität der basalen Pulse zurückzugehen, die höherfrequenten bestimmen unter fortschreitender Verschmelzung den Aufbau des Lautes. Einzelne Prustlaute weisen aber auch bei subadulten und

adulten Tieren basale Pulse gleich hoher Amplitude auf, wie sie in den höherfrequenten Einzellautstößen auftritt. Die Dauer des Prustens beträgt zwischen 0,3 bis 0,8 sec, sind mehrere Laute gereiht, so ist ihre Abfolge arhythmisch.

Bisweilen ist dieser Laut direkt an Mauzen gekoppelt, davon liegen jedoch keine Aufnahmen in für die Analyse ausreichender Qualität vor. Der Frequenzaufbau dieser Lautform umfaßt Anteile von 0,2 bis über 7 kHz in ziemlich gleichmäßiger Verteilung. Die Frequenzen großer Intensität finden sich zwischen 0,2—1 kHz und von 2—6 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums verändert sich im Verlauf der Entwicklung; bei Jungtieren bis zu ungefähr vier Monaten findet es sich wohl vorwiegend um 0,3 kHz, Anteile um 2,2 und 3,5 kHz sind dabei von kaum geringerer Amplitude. Bei älteren Tieren sind dann in der Regel diese oberen Anteile etwas intensiver als die basalen. Bis zum 6. Lebensmonat sinkt das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung auf ungefähr 3,1 kHz ab. Der genaue Ablauf der Ontogenese des Prustens im Hinblick auf den relativen Anteil der basalen und der höherfrequenten Einzellautstöße ist erst nach weiterer Materialsammlung endgültig zu klären.

Die Änderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Verlauf dieses Lautes ist durch den Aufbau aus zusammenhängenden Einzellautstößen bedingt. Wo diese, wie bei den jüngeren Tieren besonders im Beginn des Lautes, weiter auseinander liegen, sind zwischen den Impulsen die Lücken mit Frequenzanteilen nur unterhalb 1 kHz deutlich. Bei älteren Tieren mit den weitgehend verschmolzenen Pulsen ist dies auch im Lautbeginn nicht mehr so signifikant. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein spektral.

### 4.5 Jaguar *(Panthera onca)*

Zur Entwicklung der Lautformen junger Jaguare finden sich in der Literatur bisher keine Angaben. Das zur Auswertung vorliegende Tonbandmaterial ist nicht umfangreich und beschränkt sich auf relativ wenige Individuen; ebenso sind die Beobachtungen nicht zahlreich, sie fehlen besonders für Jungtiere im zweiten Lebenshalbjahr.

#### 4.5.1 Altersklasse I

In den ersten Lebenstagen äußern junge Jaguare nur eine überwiegend geräuschhafte Rufform, das Quärren, es ist vorwiegend intensiv.

##### 4.5.1.1 Quärren (s. Abb. 255, 256)

Dieses Lautelement ist hell geräuschhaft und klingt „weinerlich“, die Rufe sind unterschiedlich lang und laut. Allgemein rufen die Tiere selten, die einzelnen Individuen sind aber ungleich ruffreudig. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich im Zusammenziehen des Rumpfes bei intensiveren Formen, in denen auch das Maul weit aufgerissen ist. Die Körperhaltung beim Quärren ist nicht fixiert, aufgrund der noch unterentwickelten Motorik rufen die Jungen vorwiegend im Liegen oder während des Umherkrabbelns. Als auslösende Reize für die Artikulation des Quärrens lassen sich anführen: Hunger, Unterkühlung, längere Zeit unterbrochener Körperkontakt zu Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Desgleichen rufen die Jungen, wenn ein Weibchen sich z. B. so hingelegt hat, daß sie dadurch eingeklemmt sind. Die Funktion des Quärrens ist darin zu sehen, daß durch diese Rufe Fürsorgereaktionen der Mutter ausgelöst werden sollen.

Die Intensität dieser Lautform ist angesichts der geringen Körpergröße der Jungtiere teilweise erheblich, leisere Formen kommen aber auch vor. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Rufverlauf ist ziemlich gleichbleibend, bisweilen treten jedoch auch interne Lautstärkenschwankungen auf; diese sind in gekoppelten Formen die Regel. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3 bis 1,0 sec, in der Mehrzahl der Laute über 0,5 sec. Gekoppelte Formen konnten nur beobachtet, nicht auf Tonband aufgezeichnet werden. Meist sind Quärrlaute zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihr Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,3 bis über 7 kHz umfassen, diejenigen unter 2 kHz und oberhalb 6 kHz sind aber nur partiell vorhanden. Große Intensität haben Frequenzen zwischen 2—5 kHz, bisweilen auch bis hinauf zu 6 kHz, die höchste Amplitude erreichen diejenigen von 2,5—3,2 kHz. Regelmäßige Lücken finden sich in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform nicht, sie ist in den meisten Rufen auch in ihrem Zeitverlauf ziemlich gleichbleibend. Bis auf die basalsten Anteile setzen alle anderen im Rufbeginn nahezu simultan, im Rufende brechen sie allerdings weniger gleichzeitig ab. Tiefe Frequenzanteile sind vorwiegend um die intensive Rufmitte ausgebildet.

Die Frequenzverteilung ist gemischt und läßt neben erheblichen Bereichen spektraler Überlagerung einen Formantaufbau meist noch gut erkennen; der Verlauf der Formanten entspricht einem Bogen unterschiedlicher Überhöhung. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante kann zwischen ihren höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Lautbeginn und besonders -ende bis zu 4:3 betragen, ist meist jedoch geringer. Die Basalformante ist nur manchmal und stellenweise, je nach dem Grad der Ausbildung der basalen Frequenzanteile unterhalb 2 kHz, um 0,3 kHz vorhanden. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , bei partiell ausgebildeten Nebenformanten mit 1:3/2:2:5/2:3: . . .

#### 4.5.2 Altersklasse II

Für Jungtiere dieser Altersstufe ist bisher nur das Quärren durch Beobachtungen und Tonbandaufnahmen belegt. Es ist ziemlich variabel in seinem Charakter und fällt nach dem ersten Lebensmonat in seiner Tonhöhe ab.

##### 4.5.2.1 Quärren (s. Abb. 257, 258)

Diese Rufe bleiben weiterhin geräuschhaft „weinerlich“ und sind nun überwiegend laut, ihre Dauer ist unterschiedlich. Nach wie vor hört man sie normalerweise recht selten, bei deutlichen Unterschieden in der Ruffreudigkeit der einzelnen Individuen. Die Jungen erzeugen das Quärren in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist in den intensiven Formen sichtbar. Bei diesen ist auch das Maul weit aufgerissen und die Oberlippen sind hochgezogen, so daß die nun durchbrechenden oberen Caninen in voller Länge sichtbar sind. Ausgelöst werden diese Rufe durch andauernde Trennung von den Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier, Hunger, Unterkühlung u. ä. Die Funktion des Quärrens ist somit weiterhin darin zu sehen, daß Fürsorgereaktionen des Muttertieres ausgelöst werden sollen, andererseits dient es wohl auch bei der zunehmenden Beweglichkeit der Jungen der Aufrechterhaltung des Kontaktes zwischen den Wurfgeschwistern und mit der Mutter.

Die Intensität des Quärrens ist variabel, vorwiegend jedoch relativ hoch. Im zeitlichen Verlauf haben kürzere Formen eine ziemlich gleichbleibende Intensitätsver-

teilung, gedehnte und aus mehreren Einzellauten gekoppelte Rufe weisen deutliche interne Veränderungen ihrer Lautstärke auf. Die Länge der Laute ist entsprechend unterschiedlich, einzelne Rufe dauern im vorliegenden Tonbandmaterial 0,6 bis 0,9 sec, aus mehreren gekoppelte bis zu 2,4 sec. Häufig tritt das Quärren gereiht in Lautfolgen auf, dabei bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Pausen. Seine Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,25—7 kHz umfassen, diejenigen oberhalb von 4 kHz und unter 1 kHz sind meist nur partiell ausgebildet. Große Amplitude erreichen die Frequenzen zwischen 1—3 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich von 1,6—2,5 kHz, in der Mehrzahl der Rufe um 2 kHz, eher noch darüber. Regelmäßige Lücken treten im Frequenzaufbau der Rufe nicht auf, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist variabel, zeigt aber insgesamt eine Bogenform mit relativem Vorherrschen etwas tieferer Frequenzen im Anfang und Ende des Lautes gegenüber seinem Mittelteil. Im Rufbeginn setzen die wesentlichen Frequenzanteile ziemlich simultan ein, zum Schluß sind die basalen etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung ist überwiegend spektral mit Bereichen deutlichen, klangartigen Formantaufbaus, auch hier ist ihr bogenförmiger Verlauf erkennbar. Allerdings ist wegen der teilweise spektralen Überlagerung ihr interner Tonhöhenwechsel nicht meßbar, gleiches gilt für die Zusammensetzung der Basalformante und damit den Formantquotienten.

### 4.5.3 Altersklasse III

In dieser Altersklasse wurde neben dem noch vorhandenen Quärren mit seinem geräuschhaften Charakter eine weitere Rufform, das Mauzen, festgestellt. Es ist sehr hell klanghaft, meist relativ leise und erinnert an einen Pfiff; beide Lautformen bilden Mischformen miteinander (s. Abb. 260—262). Wegen der spärlichen Beobachtungsmöglichkeiten ist es nicht möglich zu entscheiden, ab wann das Mauzen als eigenständige Lautform im Verlauf der Stimmentwicklung des Jaguars ausgebildet ist — wahrscheinlich tritt es aber schon mit dem Beginn der Altersklasse II auf.

#### 4.5.3.1 Quärren (s. Abb. 259)

Das Quärren ändert seinen Lautcharakter kaum und bleibt ziemlich hell geräuschhaft „weinerlich" und durchweg von hoher Lautstärke, die Rufe sind unterschiedlich lang. Ihre allgemeine Häufigkeit nimmt wohl ab; die Tiere äußern sie in beliebiger Körperhaltung, vorwiegend jedoch im Gehen oder Stehen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar, das Maul ist meist weit aufgerissen und die Oberlippen sind hochgezogen, so daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen. Die Trennung von Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier ist wohl der hauptsächliche auslösende Reiz für die Artikulation des Quärrens. Seine Funktion besteht damit einerseits darin, Fürsorgehandlungen des Muttertieres auszulösen, andererseits den Zusammenhalt der Jungen untereinander und mit der Mutter auch über relativ größere Distanz zu gewährleisten.

Die Intensität ist überwiegend groß, leise Formen kommen kaum noch vor. Die interne zeitliche Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist variabel, neben Rufen mit ziemlich gleichbleibender Lautstärke treten auch solche mit deutlichen Intensitätsschwankungen auf. In aus mehreren Einzellauten gekoppelten Rufen verändert sich die Lautstärke ebenso. Die Rufdauer beträgt im ausgewerteten Tonbandmaterial für einfache Laute 0,4—0,8 sec, gekoppelte sind bis 2,1 sec lang. In Ruffolgen sind Quärrlaute arhythmisch gereiht. Ihr Frequenzaufbau umfaßt Anteile zwischen 0,2

bis 7 kHz, diejenigen unter 1 kHz und oberhalb 6 kHz sind nur partiell ausgebildet. Große Amplitude haben durchweg Frequenzen von 1,5—4 kHz, in einigen Rufen auch bis 5 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums zeigt erhebliche Schwankungen; in den Rufen eines über fünf Monate alten weiblichen Jungtieres findet es sich zwischen 2,0—3,5 kHz, in denen eines jungen Männchens von nur wenig mehr als drei Monaten im Bereich von 1,6—2,0 kHz. Lücken in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform sind nicht regelmäßig vorhanden, ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist variabel, zeigt aber überwiegend ein fast simultanes Einsetzen der Hauptfrequenzanteile im Rufbeginn und ein ebensolches Abbrechen am Ende. Fast alle Rufe des erwähnten Weibchens weisen am Anfang einen kurzen Anlaut mit Anteilen zwischen 2—4 kHz auf, der wohl als Ansatz eines Mauzers aufzufassen ist (s. Abb. 260—262); danach setzt dann der Hauptteil des Lautes voll über den gesamten am Aufbau beteiligten Frequenzbereich ein, es handelt sich also dann um Zwischenformen von Mauzern und Quärren. Die Frequenzverteilung ist vorherrschend geräuschhaft spektral, läßt allerdings in einigen Rufen stellenweise auch den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

4.5.3.2 Mauzen (s. Abb. 263, 264)

Diese Laute durchweg geringer Intensität sind sehr hell und klangartig, sie erinnern an einen unterschiedlich lang gedehnten Pfiff. Allgemein äußern junge Jaguare in dieser Altersklasse das Mauzen nicht häufig, bisweilen aber wohl auch spontan. Die Körperhaltung während des Rufes ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht festzustellen, die Maulöffnung ist je nach relativer Intensität und Tonhöhe variabel. Neben der spontanen Artikulation tritt es in bestimmten Situationen ziemlich regelmäßig auf, besonders nach der Trennung eines Jungtiers von den Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Die Jungen rufen dann einige Zeit leise Mauzer, bei Fortdauer der Trennung dann jedoch zunehmend die intensiveren Quärrlaute. Eine Funktion des Mauzens dürfte darin liegen, den Zusammenhalt der Jungtiergruppe untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich zu gewährleisten.

Seine Intensität ist gering bis mittel, kurze Laute sind eher homogen in ihrer internen Intensitätsverteilung, gedehnte oder aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte Formen weisen dagegen deutliche Schwankungen ihrer Lautstärke im Rufverlauf auf. Die Dauer der Einzellaute beträgt je nach ihrer Dehnung zwischen 0,3 bis 0,9 sec, gekoppelte im vorhandenen Tonbandmaterial sind bis zu 1,6 sec lang. Sind mehrere Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, so bestehen zwischen ihnen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt im wesentlichen Anteile zwischen 1—5 kHz, einige Laute sind allerdings nur auf einen Teil dieses Bereiches in ihrem Aufbau beschränkt. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich zwischen 1,0—3,5 kHz, bisweilen aber auch nur zwischen 2 und 3 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums zeigt einige Unterschiede mit um 1,5 kHz bei einem jüngeren männlichen und zwischen 2,3—2,8 kHz bei einem älteren weiblichen Jungtier. Im Frequenzaufbau finden sich keine regelmäßigen Lücken, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf folgt einer Bogenform mit Vorherrschen relativ tieferer Anteile im Lautbeginn und am -ende, um die Mitte sind höhere ausgebildet. Der Höreindruck deutet auf eine eher klangartige Frequenzverteilung, im Lautspektrogramm ist jedoch deutlich, daß die Formanten ganz oder auch nur stellenweise durch spektrale Überlagerung breit verwischt sind. Sie verlaufen in einem Bogen, der in ge-

koppelten Formen (s. Abb. 264) mehrfach wiederholt ausgebildet ist. Innerhalb einer Formante beträgt der Tonhöhenunterschied zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes maximal ca. 4:3, in der Mehrzahl der Rufe ist er geringer.

Die Basalformante findet sich in den Rufen des jungen Männchens zwischen 1 und 2 kHz, bei dem weiblichen Jungtier zwischen 2 und 3 kHz und ist jeweils diejenige mit der größten Amplitude. Wenige weitere Formanten sind am Rufaufbau beteiligt, bisweilen neben der Basalformante nur noch eine weitere, die 1. Harmonische. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2: . . . Die deutlichen Unterschiede in der Lage der Frequenzanteile maximaler Intensität in den Rufen der beiden unterschiedlich alten Individuen in dieser Altersklasse — das ältere Weibchen liegt hierin erheblich höher als das männliche Jungtier — sind anhand des bisher vorhandenen Materials nicht zu deuten, ein geschlechtsspezifischer Unterschied auch über diesen Altersabstand hinweg ist in dieser Deutlichkeit wenig wahrscheinlich.

#### 4.5.4 Altersklasse V

Das Rufrepertoire heranwachsender junger Jaguare in diesem Alter enthält weiterhin das ziemlich helle, klangartige Mauzen. Daneben ist als vorwiegend intensive Rufform der Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet, beide sind durch vielfältige Misch- und Übergangsformen verbunden (s. Abb. 267). Ein weiteres Lautelement in dieser Altersstufe ist der separate Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement. Alle Rufformen werden fortschreitend dunkler in ihrem Klang.

##### 4.5.4.1 Mauzen (s. Abb. 265, 266)

Das Mauzen ist angesichts der Körpergröße der subadulten Tiere Anfang des zweiten Lebensjahres noch erstaunlich hell, wenngleich es mit zunehmendem Alter der Tiere fortschreitend dunkler wird. Es ist überwiegend klangartig und kurze Formen herrschen vor; allgemein ist das Mauzen nicht häufig, bisweilen äußern die Jungtiere es aber wohl auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur kaum zu bemerken, die Maulöffnung dabei ist variabel. Diese Lautform läßt sich mit ziemlicher Sicherheit auslösen, wenn man Wurfgeschwister voneinander trennt; dazu, wie junge Jaguare in diesem Alter sich auf die Trennung vom Muttertier hin verhalten, waren keine Beobachtungen möglich. Die Funktion der Mauzer dürfte darin bestehen, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und vielleicht auch mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Ihre Intensität ist gering bis mittel, die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist ziemlich homogen. Einige Formen besitzen allerdings einen leisen Anlaut. Die Dauer der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial 0,3—0,6 sec; gekoppelte Formen konnten bisher noch nicht aufgezeichnet werden, kommen aber wahrscheinlich vor. Sind mehrere Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, so bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung erstreckt sich über den Bereich von 0,25—6 kHz, meist sind jedoch nur Anteile von 1—4 kHz ausgebildet, ohne daß bestimmte Lücken regelmäßig auftreten. Große Amplitude haben die Frequenzen zwischen 1—3,5 kHz, die größte erreichen durchweg diejenigen um 1,5 kHz, die um 3 kHz sind von kaum geringerer. Der Frequenzaufbau ist im zeitlichen Rufverlauf einigermaßen gleichbleibend, im

Rufbeginn setzen die Hauptanteile um 1,5 und 3 kHz meist etwas früher ein als die übrigen am Aufbau beteiligten Frequenzen, die dann aber anschließend alle zusammen simultan folgen. Die Frequenzverteilung ist überwiegend klangartig, die Formanten sind allerdings stellenweise durch spektrale Überlagerung breit verwischt, sie verlaufen in einer Bogenform. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Rufes ca. 6:5 betragen, ist aber meist wohl noch kleiner. Die Basalformante im Bereich um 1,5 kHz ist die intensivste, nahezu gleich hohe Amplitude hat die 1. Harmonische um 3 kHz. Häufig sind nur noch zwei oder drei weitere ausgebildet, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4: . . . Unterhalb der Basalformante und in den Zwischenformantbereichen sind stellenweise spektrale Anteile geringer Intensität vorhanden.

4.5.4.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 268—271)

Diese Rufform ist charakterisiert durch einen hellen, eher klangartigen Anfangsteil und ein tieferes, geräuschhaft rauh nachgestoßenes Ende, das Nachstoßelement; in dessen Verlauf ist manchmal ein interner rhythmischer Intensitätswechsel wahrnehmbar. Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von unterschiedlicher, vorwiegend aber großer Intensität und treten meist gemeinsam mit Mauzern in arhythmischen Lautfolgen auf. Ihre Häufigkeit wird mit zunehmendem Alter der Tiere größer; sie sind als eigenständige Rufform wahrscheinlich schon gegen Ende des ersten Lebensjahres ausgebildet. Eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den intensiven Formen schwach sichtbar, die Rufhaltung ist nicht fixiert, meist rufen die Tiere aber im Stehen oder Gehen. Das Maul ist in der ersten Lauthälfte durchweg weit aufgerissen, die oberen Caninen stehen in ihrer vollen Länge frei, im zweiten Teil des Rufes, dem Nachstoßelement, ist es wieder ziemlich geschlossen. In leiseren Hauptrufen mit Nachstoßelement ist die Maulöffnung im Anfang des Lautes variabel. Bisweilen äußern die Tiere sie spontan, vorwiegend aber dann, wenn man sie von vertrauten Artgenossen trennt. Mit Fortdauer dieser Situation treten zunehmend an die Stelle der meist anfänglich gerufenen Mauzlaute geringer Lautstärke die intensiveren Hauptrufe mit Nachstoßelement. Ihre Funktion dürfte darin liegen, auch über größere Distanz den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren aufrechtzuerhalten. Aus dem Freiland ist nicht bekannt, wie lange junge Jaguare im Verband der Wurfgeschwister verbleiben und bis zu welchem Alter die Mutter noch mit den Jungen zusammen ist; damit ist es nicht möglich zu entscheiden, ob und welche Funktion Hauptrufe mit Nachstoßelement in diesem Zusammenhang haben.

Die Intensität dieser Rufform ist unterschiedlich, vorwiegend mittel bis hoch, auch in leisen Formen kann aber ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Rufablauf ist variabel, neben Formen gleichbleibender Lautstärke treten solche mit deutlichen internen Intensitätsschwankungen auf. Das Intensitätsmaximum ist durchweg im Übergang zwischen dem klangartigen ersten Rufteil und dem Nachstoßelement ausgebildet. Der rhythmische Intensitätswechsel hierin ist strukturell im Lautspektrogramm nicht nachweisbar, ist aber teilweise gut zu hören. Die Rufdauer beträgt im ausgewerteten Tonbandmaterial zwischen 0,6 bis 1,4 sec, dabei ist der relative Anteil der beiden unterschiedlich strukturierten Rufbestandteile am Aufbau variabel. In Lautfolgen — oft gemeinsam mit Mauzern — sind Hauptrufe mit Nachstoßelement arhythmisch gereiht. Ihre Frequenz-

zusammensetzung umfaßt Anteile von 0,2—7 kHz, ist jedoch variabel im Grad der Ausbildung der Frequenzen unterhalb 0,5 kHz und über 4 kHz, regelmäßige Lükken treten aber nicht auf. Je nach dem Aufbau wechselt auch die Lage der Frequenzen großer Amplitude, besonders im oberen Bereich. Alle Rufe enthalten intensive Anteile bis zu 3 kHz, manche aber auch bis hinauf zu 6 kHz, im basalen Bereich sind alle Frequenzen oberhalb 0,5 kHz intensiv; die größte Amplitude erreichen die zwischen 0,7—1,0 kHz. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf ist in den einzelnen Lauten etwas unterschiedlich; teilweise setzen alle Anteile im Beginn ziemlich simultan ein, in anderen Rufen auch wieder nur in den Hauptformantbereichen. Am Ende sind die Frequenzen unterhalb 1 kHz etwas gedehnt. Insgesamt ist das Nachstoßelement reicher und intensiver im oberen Frequenzbereich als die erste Rufhälfte. Die Frequenzverteilung zeigt durchweg eine Gliederung in eine eher klangartige erste Rufhälfte — mit teilweise allerdings auch erheblicher spektraler Überlagerung — und einen zweiten, vorherrschend geräuschhaft spektralen Teil, das Nachstoßelement. Die Formanten weisen einen Bogenverlauf auf, der abfallende Schenkel in der zweiten Lauthälfte ist langgestreckt. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante sinkt mit zunehmendem Alter der Tiere ab, er kann im Beginn des zweiten Lebensjahres zwischen ihren relativ höchsten Frequenzanteilen um die Mitte der ersten Rufhälfte und den tiefsten vornehmlich am Rufende bis zu 2:1 betragen; später geht er in den meisten Rufen unter 3:2 zurück. Der hörbare Tonhöhenabfall zum Nachstoßelement wird noch dadurch verstärkt, daß anfangs Anteile unterhalb 0,5 kHz weitgehend fehlen können oder von geringer Amplitude sind, im Nachstoßelement dann aber von großer. In manchen Hauptrufen mit Nachstoßelement treten erhebliche Tonhöhensprünge auf, man hat den Eindruck, die Tiere befinden sich im Stimmbruch. Die Basalformante ist zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet und in der ersten Lauthälfte oft nur von geringer Amplitude. Die Anzahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist besonders im Anfangsteil sehr unterschiedlich, damit ergeben sich auch für den Formantquotient bei teilweiser Ausbildung von Nebenformanten variierende Reihen.

4.5.4.3 Nachstoßer (s. Abb. 271)

Diese kurze Rufform ist leise und dunkel geräuschhaft rauh. Sie weist einen internen rhythmischen Intensitätswechsel auf und ist relativ selten in reiner Ausprägung zu beobachten. Sie tritt eher in Übergangsformen zu Hauptrufen mit Nachstoßelemente auf, mit denen zusammen sie in arythmischen Lautfolgen ausgebildet sein kann, und bisweilen einzeln im Anschluß an einen solchen Ruf. Die Tiere äußern die Nachstoßer in beliebiger Körperhaltung, bevorzugt jedoch im Stehen oder im Gehen, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist kaum sichtbar. Das Maul ist dabei nur wenig geöffnet, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen ganz oder weitgehend. Auslösende Reize für die Artikulation dieser Rufe und eine spezfische Funktion waren aus den Beobachtungen nicht ersichtlich.

Die Intensität der separaten Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement ist gering. Der interne rhythmische Intensitätswechsel ist strukturell im Lautspektrogramm sichtbar — allerdings unterschiedlich deutlich im Rufverlauf. Die alternierenden Phasen größerer und geringerer Amplitude sind jeweils ungefähr 0,01 sec lang, die Anzahl der intensiven Impulse beträgt 10 und wohl auch mehr. Die Dauer des einen auf Tonband aufgezeichneten Nachstoßers beträgt 0,35 sec. Bei heranwachsenden Jaguaren dieser Altersklasse liegen keine Beobach-

tungen über eine regelmäßige Reihung dieser Rufe oder feste Zeitabstände, mit denen sie auf Hauptrufe mit Nachstoßelement folgen, vor. Die Auswertung der Frequenzparameter ist dadurch beeinträchtigt, daß die Tonbandaufzeichnung des Nachstoßers in einer Lautfolge mit den wesentlich intensiveren Hauptrufen mit Nachstoßelement erfolgte. So sind im Lautspektrogramm nur Frequenzanteile zwischen 0,2—4 kHz nachweisbar, sie setzen weitgehend simultan ein und brechen ebenso wieder ab. Die Laute sind also von in ihrem Verlauf gleichbleibender Frequenzzusammensetzung. Das Intensitätsmaximum findet sich um 0,4 kHz. Die Frequenzverteilung ist rein geräuschhaft spektral.

#### 4.5.5 Weitere Lautelemente junger Jaguare

Bei einem ungefähr 14monatigen, subadulten männlichen Jaguar konnte wiederholt das Prusten beobachtet werden; Tonbandaufnahmen in für die Lautspektrographie ausreichender Qualität sind davon nicht vorhanden. Der Laut entsprach vom Höreindruck dem der adulten Tiere, strukturelle Unterschiede waren nicht zu erkennen. Er läßt sich als dumpfes, weiches Schnauben beschreiben und zeigt deutlich den Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen. Das eine Tier äußerte das Prusten ziemlich regelmäßig in Folgen von Mauzlauten, nachdem es von dem gleichaltrigen, mit ihm zusammenlebenden Weibchen getrennt worden war, vornehmlich gegen den Schieber, hinter dem es sich befand und ebenso mauzte. Soweit man aus diesen Beobachtungen auf eine Funktion schließen kann, stellt das Prusten wohl einen Lock- und/oder Beschwichtigungslaut dar.

### 4.6 Leopard *(Panthera pardus)*

Eine Zusammenstellung der Lautformen junger Leoparden während der ersten vier Lebensmonate gibt Tembrock (1970). Das in dieser Untersuchung ausgewertete Tonbandmaterial ist in den einzelnen Altersklassen unterschiedlich umfangreich, von Jungtieren im zweiten Lebenshalbjahr fehlen Beobachtungen und Aufnahmen.

#### 4.6.1 Altersklasse I

In den ersten Tagen nach ihrer Geburt bilden die jungen Leoparden nur eine Rufform, das Quärren, aus. Ab der dritten Lebenswoche sind Übergänge zu einer weiteren zu beobachten.

##### 4.6.1.1 Quärren (s. Abb. 272—274)

Diese Rufe sind von variabler Intensität und Dauer, geräuschhaft hell und klingen „weinerlich". Allgemein sind sie nicht häufig zu hören, die einzelnen Individuen sind aber unterschiedlich ruffreudig. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist deutlich sichtbar, das Maul ist dabei weit geöffnet, wegen der noch unterentwickelten Motorik rufen die Jungen im Liegen oder Umherkrabbeln. Die wichtigsten auslösenden Reize für die Artikulation sind Hunger, Unterkühlung, längere Zeit anhaltender Verlust des Körperkontaktes mit Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Die Funktion dieser Lautäußerung ist darin zu sehen, Fürsorgehandlungen der Mutter auszulösen.

Die Intensität des Quärrens ist variabel, vorwiegend jedoch in Anbetracht der Körpergröße der Jungtiere erheblich. Die interne Intensitätsverteilung im zeitlichen Lautverlauf ist meist ziemlich gleichbleibend, in gedehnten Formen eher schwan-

kend, in gekoppelten ist dies die Regel; einige Rufe haben auch einen kurzen Anlaut geringer Intensität, nach dem der Hauptteil dann mit voller Lautstärke einsetzt. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial 0,4—0,7 sec; meist tritt das Quärren in Lautfolgen auf, darin bestehen zwischen den Einzelrufen keine regelmäßigen Abstände. Sein Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,3 bis über 7 kHz enthalten, die unterhalb 1 kHz und über 6 kHz sind aber nur partiell ausgebildet, durchgehende Lücken in der Frequenzzusammensetzung kommen jedoch nicht allgemein vor. Die Anteile großer Amplitude finden sich von 2—6 kHz, diejenigen mit der höchsten zwischen 3 und 4 kHz. Im Rufverlauf ist der Frequenzaufbau fast gleichbleibend, am Anfang setzen die Hauptanteile weitgehend simultan ein und brechen ähnlich am Lautende ab; dieses Merkmal ist im Lautspektrogramm durch den Halleffekt etwas überlagert. In Formen mit Ausbildung eines Anlautes setzt sich dieser für ungefähr 0,1 sec aus Frequenzen im Bereich unterhalb 3 kHz zusammen, danach setzt der Hauptteil des Lautes mit allen weiteren Anteilen ziemlich gleichzeitig ein. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend geräuschhaft spektral, läßt aber in der Mehrzahl der Rufe zumindest im basalen Bereich unter 2 kHz stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

4.6.2 Altersklasse II

Das Quärren bleibt als vorwiegend intensive, geräuschhafte Rufform bestehen. Hinzu tritt jetzt als weitere das Mauzen, eine sehr helle, klangartige Lautform meist geringer Lautstärke; es dürfte sich in der dritten Lebenswoche entwickeln. Beide sind durch eine große Vielfalt von Zwischen- und Mischformen verbunden (s. Abb. 280, 281).

4.6.2.1 Quärren (s. Abb. 279)

Das Quärren verändert seinen Lautcharakter kaum, es ist weiterhin ziemlich hell und geräuschhaft „weinerlich", von unterschiedlicher Dauer und recht selten zu hören. Die verschiedenen Individuen haben aber eine sehr unterschiedliche Ruffreudigkeit. Die Körperhaltung bei der Lautartikulation ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiven Formen deutlich; das Maul ist meist weit aufgerissen. Hunger und Unterkühlung bleiben auslösende Reize für das Quärren, ebenso die andauernde Trennung von Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Die Funktionen dieser Rufform dürften also einmal darin liegen, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, zum anderen aber wohl auch mit der zunehmenden Mobilität der Jungtiere den Zusammenhalt im Wurfgeschwisterverband und mit dem Muttertier über größere Distanz aufrechtzuerhalten.

Die Intensität des Quärrens ist durchweg relativ hoch, leise Formen werden seltener. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist variabel, teilweise ziemlich gleichbleibend, in anderen Formen ist ein leiser Anlaut ausgebildet, erst danach setzt der Hauptteil des Rufes mit voller Intensität ein. Stark gedehnte oder aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen weisen Schwankungen der Lautstärke in ihrem Verlauf auf. Die Rufdauer beträgt in dem vorliegenden Material zwischen 0,4 bis 2,0 sec; in Lautfolgen sind Quärrlaute arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,25—7 kHz umfassen, ist jedoch sehr unterschiedlich im Grad der Ausbildung von Frequenzen unterhalb 2 kHz und über 6 kHz, regelmäßige Lücken im Aufbau treten allerdings nicht auf. Große Amplitude erreichen

die Anteile zwischen 2—4 kHz, das Intensitätsmaximum liegt im Bereich von 2 bis 3 kHz. Im Rufbeginn setzen fast alle Frequenzanteile ziemlich gleichzeitig ein, in Formen mit einem Anlaut ist dieser in seinen Bestandteilen vorwiegend auf den Bereich unter 3 kHz beschränkt, danach setzt dann der Hauptteil des Rufes in der vorher für die einteiligen Laute beschriebenen Weise ein. Im Rufende sind die basalen Frequenzen etwas gedehnt, insgesamt ist die erste Rufhälfte reicher an hohen Anteilen als die zweite. Die Frequenzverteilung ist nahezu rein geräuschhaft spektral, nur stellenweise sind einige Formanten in ihrem Verlauf angedeutet. Ein interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf kommt dadurch zustande, daß in dem ersten Teil des Quärrens relativ höhere Frequenzanteile von größerer Amplitude sind als im zweiten.

4.6.2.2 Mauzen (s. Abb. 282)

Das Mauzen ist sehr hell und rein in seiner Klangfarbe und von geringer Intensität. Es ist häufig mit Quärren gekoppelt oder überlagert (s. Abb. 280, 281), so daß es in reiner Ausprägung relativ selten zu beobachten ist. Die Körperhaltung beim Mauzen ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung kaum sichtbar, die Maulöffnung dabei ist ziemlich variabel. Neben manchmal spontaner Artikulation sind als auslösende Reize für diese Lautform vor allen Dingen die Trennung eines Jungtieres vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern zu nennen. Bei Fortdauer dieser Situation treten zunehmend die intensiveren Quärrlaute an die Stelle der Mauzer, ebenso kommen dann auch vielfältige Mischformen beider Lautelemente miteinander vor. Damit dürfte die Funktion des Mauzens darin zu sehen sein, daß diese Lautäußerung den Zusammenhalt zwischen den Jungen untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechterhalten hilft.

Ihre Lautstärke ist recht gering, oft erscheinen Anfang und Ende etwas leiser als der Mittelteil des Rufes, ansonsten ist die Intensität im zeitlichen Verlauf ziemlich gleichbleibend. Sind mehrere Einzellaute zu einem zusammenhängenden gekoppelt, so weist dieser wiederholte interne Veränderungen seiner Lautstärke auf. In Formen mit Anlaut besteht einmal der Intensitätsunterschied zwischen diesem und dem Hauptteil des Rufes, zusätzlich sind beide Komponenten durch einen deutlichen Amplitudenabfall bis zu 0,1 sec Dauer getrennt. Die Einzellaute sind mit 0,2 bis 0,4 sec relativ kurz, gekoppelte sind im vorliegenden Tonbandmaterial bis zu 1,2 sec lang. Sind Mauzer zu Lautfolgen gereiht — meist mit anderen Rufformen zusammen —, so bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Abstände. Ihr Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,25 bis über 7 kHz umfassen, läßt aber deutliche Unterschiede im Grad der Ausbildung hoher Frequenzen erkennen. Die Anteile großer Amplitude finden sich zwischen 2—5 kHz, nahezu im gleichen Bereich schwankt auch die Lage des Intensitätsmaximums von 2,6—4,8 kHz, je nach der Klangfarbe der Mauzer. In den Lauten mit relativ höherfrequentem Intensitätsmaximum ist auch insgesamt der Anteil hoher Frequenzen größer. In vielen Rufen sind Frequenzen unterhalb 1,5 kHz nur partiell vorhanden, regelmäßige Lücken finden sich in der Frequenzzusammensetzung dieses Lautes aber nicht. Ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf zeigt eine Bogenform mit Vorherrschen tieferer Anteile am Anfang und besonders am Ende des Lautes, der Mittelteil enthält höhere. Abwandlungen hiervon sind in der Form häufig, daß vor allen Dingen der Rufbeginn, seltener das Ende, sich im relativ oberen Frequenzbereich zusammensetzen; damit ist dann die Bogenform weitgehend auf den absteigenden oder anstei-

genden Ast reduziert. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend klangartig, nur stellenweise sind geringe spektrale Überlagerungen vorhanden. Die Formanten verlaufen in einem deutlichen überhöhten Bogen, ihr interner Tonhöhenunterschied ist in den einzelnen Rufen allerdings recht variabel. Er kann — bei vollständiger Ausbildung des Bogenverlaufs — zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Beginn und Ende des Lautes bis zu 3:1 und darüber betragen, ist aber in den meisten Rufen nicht größer als 2:1 oder noch darunter. In den Formen, wo die Formanten weitgehend auf den ansteigenden oder abfallenden Schenkel reduziert sind, ist dann der Tonhöhenwechsel zwischen Lautbeginn und -ende nahezu gleich erheblich, z. B. ungefähr 1:2 bei Ausbildung nur des ansteigenden Teils und 2:1 bei seiner Reduktion und nur vorhandenem abfallenden Teil. Die Lage der Basalformante wechselt mit der unterschiedlichen Frequenzzusammensetzung der einzelnen Mauzer im basalen Bereich, sie kann Anteile bis hinauf zu 4 kHz enthalten. In fast allen Lauten ist sie aus den Frequenzen mit der größten Amplitude aufgebaut. Meist ist auch nur noch eine weitere Formante vorhanden, deren Frequenzanteile zu denen der Basalformante im Verhältnis von 2:1 stehen.

#### 4.6.3 Altersklasse III

Das Tonbandmaterial mit Rufen junger Leoparden dieser Altersstufe ist ziemlich beschränkt. Belegt ist einmal ein helles Mauzen (s. Abb. 287); eine weitere Rufform ist wohl auch als Mauzen einzuordnen, dieses ist aber wesentlich tiefer in seinem Klang, durchweg etwas lauter und mit bisweilen erheblich geräuschhaftem Charakter (s. Abb. 283—286). Eine genaue Klassifizierung dieses Lautelementes wird erst an Hand weiterer Tonbandaufzeichnungen möglich sein.

##### 4.6.3.1 Mauzen (s. Abb. 283—287)

Zuerst sei das schon von jüngeren Leoparden bekannte helle, klanghafte Mauzen geringer Lautstärke besprochen (s. Abb. 287). Die Tiere äußern diese Laute bisweilen spontan, die einzelnen Individuen aber sehr unterschiedlich häufig. Zur lautspektrographischen Auswertung liegen nur wenige Aufnahmen vor. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei nicht bemerkbar. Die Maulöffnung ist variabel, meist ist es ziemlich geschlossen und nur die Oberlippen sind leicht angehoben. In den beobachteten Fällen waren auslösende Reize für die Artikulation der Mauzer nicht ersichtlich, die Lautgebung erfolgt wohl vorwiegend spontan. Eine Funktion hat diese Rufform eventuell in der Aufrechterhaltung des Kontaktes der Jungen untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich.

Ihre Intensität ist ziemlich gering, die interne Intensitätsverteilung im zeitlichen Ablauf der Laute meist gleichmäßig. Ihre Dauer beträgt zwischen 0,25—0,6 sec, sind mehrere in einer Lautfolge gereiht, so bestehen darin zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile zwischen 2—7 kHz, hohe sind manchmal nur partiell ausgebildet. Große Amplitude erreichen die Frequenzen von 2—4 kHz, das Intensitätsmaximum liegt um 3,5 kHz. Außer im basalen Bereich kommen Lücken im Frequenzaufbau nicht vor. Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf entspricht einer Bogenform, relativ höhere Anteile um die Lautmitte verbinden Rufbeginn und -ende, deren Bestandteile sich im ungefähr gleichen tiefen Bereich finden. Sehr häufig ist diese Figur jedoch weitgehend entweder auf den ansteigenden oder den

wieder abfallenden Ast reduziert, womit Anfang und Ende des Mauzers dann unterschiedliche Frequenzzusammensetzung aufweisen. Die Frequenzverteilung ist trotz des rein klangartigen Höreindrucks zu einem erheblichen Grad geräuschhaft, die Formanten sind in ihrem Verlauf breit durch spektrale Überlagerung verwischt. Sie haben eine Bogenform, in der ansteigender oder abfallender Schenkel oft stark zurückgebildet sind. Bei komplettem Bogenverlauf kann der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten am Anfang und Ende ungefähr 2:1 betragen, ist meist aber wohl kleiner; eine genaue Messung ist wegen der spektralen Überlagerung nicht möglich. In den Formen mit auf den abfallenden Teil reduziertem Formantverlauf kann der Tonhöhenwechsel zwischen Rufbeginn und -ende nahezu ebensogroß sein. Ist nur der ansteigende Formantschenkel ausgebildet, ergibt sich der umgekehrte Quotient, also der Tonhöhenunterschied beträgt ungefähr 1:2. In beiden Fällen ist die Messung wegen des großen Anteils spektraler Überlagerung nur angenähert. Die Basalformante setzt sich aus den Frequenzen mit der größten Amplitude im Bereich von 2—4 kHz zusammen, meist ist nur noch eine weitere vorhanden, deren Frequenzanteile zu denen der Basalformante im Verhältnis von 2:1 stehen.

Die zweite Mauzform (s. Abb. 283—286) ist im Klang dunkler mit manchmal auch leicht geräuschhaftem Charakter. Sie ist von unterschiedlicher Dauer und ziemlich oft ist vor dem Hauptteil des Lautes ein kurzer Anlaut ausgebildet (s. Abb. 285, 286). Allgemein sind diese Rufe recht selten, die Jungtiere äußern sie in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den relativ intensiven Formen schwach bemerkbar. Die Maulöffnung bei der Lautgebung ist variabel. Auslösende Reize für die Artikulation der Mauzer waren bei der Beobachtung nicht zu bestimmen, ihre Funktion ist im Dienste des Zusammenhalts der Jungtiere untereinander und mit dem Muttertier zu vermuten.

Die Intensität ist unterschiedlich, manche Rufe sind recht laut. Die kurzen Einzellaute sind von durchweg gleichbleibender Lautstärke im Rufverlauf, gedehnte und aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen können deutliche interne Intensitätsschwankungen aufweisen. In den zweisilbigen/-teiligen Ausbildungen mit Anlaut ist der Intensitätsunterschied zwischen den beiden Komponenten des Lautes signifikant, zudem besteht zwischen beiden noch ein deutlicher kurzer Amplitudenabfall. Die Rufdauer beträgt zwischen 0,3—2,4 sec, einzelne Laute sind kaum länger als 0,6 sec; in Lautfolgen sind die Mauzer arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,2—7 kHz umfassen, ist im wesentlichen aber auf den Bereich von 1—5 kHz beschränkt, die Anteile des Anlautes finden sich mit wechselnder Lage ebenfalls in diesem Bereich. Große Amplitude erreichen die Frequenzen zwischen 1 und 3 kHz, selten auch hinauf bis 4 kHz. Das Intensitätsmaximum ist in den einzelnen Rufen unterschiedlich ausgebildet und variiert in seiner Lage einmal zwischen 1,2—1,5 kHz, dann auch wieder zwischen 2—3 kHz. Der Frequenzaufbau weist keine regelmäßigen Lücken auf, er ist im zeitlichen Verlauf der Mauzformen ohne Anlaut ziemlich gleichbleibend, oft ist jedoch am Beginn und Ende des Lautes ein Vorherrschen relativ tieferer Frequenzanteile gegenüber höheren um die Rufmitte zu beobachten. Die Anlaute haben nur eine begrenzte Zusammensetzung im erwähnten Frequenzbereich, anschließend setzt dann der Hauptteil mit allen Anteilen ein. Die Frequenzverteilung zeigt ein gemischtes Bild mit teilweisem Formantaufbau, aber ebenso stellenweise deutlich spektraler Überlagerung, die Formanten haben einen Bogenverlauf einiger Variabilität. Auch hier sind Reduktio-

nen auf nur abfallenden oder ansteigenden Schenkel des Bogens häufig. Der interne Tonhöhenwechsel einer Formante ist meist nur gering, ein Tonhöhenunterschied im Rufverlauf ergibt sich durch Intensitätsverlagerung zwischen Formanten und unterschiedliche Zusammensetzung von Anlaut und Hauptteil. Die Basalformante ist nur stellenweise um 0,25 kHz schwach ausgebildet, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . .

### 4.6.4 Altersklasse V

Das Tonbandmaterial und die Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten heranwachsender Leoparden von über einem Jahr sind sehr begrenzt, sie beschränken sich auf ein weibliches Tier von ungefähr 16 Monaten. Alle aufgezeichneten Rufe sind als Mauzer einzustufen.

#### 4.6.4.1 Mauzen (s. Abb. 288)

Diese Laute sind relativ kurz, von geringer Intensität und angesichts der Körpergröße des Tieres ungewöhnlich hell. Sie sind in ihrem Charakter überwiegend klangartig, bisweilen ist ein leiser Anlaut ausgebildet. Das eine beobachtete Tier mauzte in dem Überwachungszeitraum von drei Tagen nur wenige Male, die Körperhaltung dabei war nicht fixiert, ebenso war eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung nicht sichtbar. Das Maul blieb bei der Lautäußerung weitgehend geschlossen, nur die Oberlippen waren leicht angehoben. Auslösende Reize für die Artikulation waren nicht ersichtlich, eine Funktion dieser Laute dürfte darin liegen, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich zu gewährleisten. Wie SCHALLER (1972) erwähnt, bleiben junge Leoparden auch noch im zweiten Lebensjahr im Kontakt mit dem Muttertier.

Die Mauzer sind von schwacher Intensität, ihre interne Intensitätsverteilung ist ziemlich gleichbleibend. In den Formen mit Anlaut besteht ein deutlicher Unterschied in der Lautstärke zwischen diesem und dem Hauptteil des Lautes, zwischen beiden Komponenten ist noch zusätzlich ein sehr kurzfristiger Intensitätsabfall vorhanden. Die Rufdauer beträgt 0,4—0,6 sec, in Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht. Die Auswertung der Frequenzzusammensetzung ist wahrscheinlich durch die geringe Intensität der Mauzer etwas beeinträchtigt. Im Lautspektrogramm lassen sich Anteile zwischen 0,5—4,5 kHz nachweisen, die größerer Amplitude liegen alle unterhalb 3 kHz. Die höchste Intensität erreichen die Frequenzen um 2,8 kHz, kaum weniger intensiv sind diejenigen bei 1,4 kHz. Über das Auftreten von regelmäßigen Lücken im Frequenzaufbau dieser Rufform sind angesichts des beschränkten Materials keine Aussagen möglich. Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf läßt ein Vorherrschen relativ tieferer Anteile im Lautbeginn und -ende gegenüber einer höherfrequenten Rufmitte erkennen. Die Frequenzverteilung ist überwiegend klangartig, die Formanten verlaufen in einem deutlich überhöhten Bogen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und ihren tiefsten am Anfang und Ende des Lautes bis zu 2:1 betragen, dürfte aber in der Mehrzahl der Rufe geringer sein. Die Basalformante im Bereich zwischen 0,5—1,4 kHz in etwas unterschiedlicher Zusammensetzung ist relativ intensiv, die Frequenzanteile mit der höchsten Amplitude finden sich in der nächsthöheren Formante, der 1. Harmonischen. Insgesamt sind nur wenige am Rufaufbau beteiligt (3—4), der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . .

### 4.6.5 Weitere Lautelemente junger Leoparden

Bei mehreren Jungtieren im Alter zwischen 3 und 5 Monaten konnte ich wiederholt den Nieslaut beobachten, ihn jedoch nicht in für die Lautspektrographie ausreichender Qualität aufzeichnen. Der Laut entsprach vom Höreindruck dem der adulten Tiere, war nur etwas weicher und nicht so explosiv hervorgestoßen. Meist äußerten die Jungen dieses kurze, geräuschhafte Lautelement einzeln oder zu wenigen schnell nacheinander gereiht gegen das Muttertier, oft als Antwort auf dessen Nieslaute, bisweilen aber auch auf ihre bloße Annäherung hin. Seine Funktion dürfte bei den Jungtieren im wesentlichen wohl die eines Beschwichtigungslautes sein.

## 4.7 L ö w e *(Panthera leo)*

Einige Beschreibungen der Lautformen junger Löwen gibt SCHALLER (1972), die schon mehrfach erwähnte tabellarische Zusammenstellung von TEMBROCK (1970) enthält auch Angaben hierzu. Das zur Auswertung vorliegende Tonbandmaterial ist in den einzelnen Altersklassen unterschiedlich umfangreich, es fehlen Aufnahmen von Lautäußerungen der Jungtiere im 2. Lebensjahr. Die Rufe junger Löwen zeigen außer während der ersten Lebenswochen sehr häufig einen zweisilbigen Aufbau aus leisem Anlaut und dann explosiv einsetzendem, intensiveren Hauptteil des Lautes. Oft sind beide Komponenten auch völlig getrennt, dann ergibt sich ein zweiteiliger Ruf. Selten sind beide Teile von gleicher Intensität.

### 4.7.1 Altersklasse I

Während der ersten Tage nach der Geburt besitzen die Jungen nur eine Rufform von unterschiedlicher Intensität, das Quärren.

#### 4.7.1.1 Quärren (s. Abb. 289—292)

Diese vorwiegend lauten Rufe sind geräuschhaft und klingen hell „weinerlich". Normalerweise ist das Quärren nicht häufig zu hören, einzelne Individuen können aber recht unterschiedlich ruffreudig sein. Die Tiere äußern das Quärren in Anbetracht ihrer noch unterentwickelten Motorik vorwiegend im Liegen oder beim Umherkrabbeln, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiveren Formen deutlich, das Maul ist bei der Lautgebung weit aufgerissen. Hunger, Unterkühlung, andauernder Verlust des Körperkontaktes mit dem Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern sind auslösende Reize für die Artikulation dieser Rufform. Ihre Funktion dürfte im wesentlichen darin bestehen, Fürsorgehandlungen der Mutter auszulösen.

Die Intensität ist variabel, allerdings vorwiegend relativ hoch; die Lautstärke ist angesichts der geringen Körpergröße der Jungen erheblich. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist in den einzelnen Lauten ziemlich unterschiedlich, häufig gleichbleibend. Einige haben einen kurzen, leisen Anlaut und gedehnte Formen schwanken in ihrer Lautstärke, ebenso aus mehreren Einzelrufen gekoppelte. Entsprechend beträgt die Rufdauer im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4 bis 2,0 sec, die Einzellaute sind durchweg kürzer als 1,0 sec. Meist sind sie zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den Rufen keine regelmäßigen Pausen. Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile im Bereich von 0,25 bis über 7 kHz, dabei sind diejenigen oberhalb 6 kHz und unterhalb 1 kHz meist nur schwach ausgebildet, Lücken treten aber nicht regelmäßig auf. Alle Anteile großer Amplitude finden sich zwischen 1,5—5 kHz, das Intensitätsmaximum ist in der Mehrzahl der Ru-

fe um 2,8 kHz erreicht, in einigen aber auch hinunter bis zu 1,9 kHz. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit im Rufverlauf ist in den einzelnen Rufen recht verschieden; teilweise setzen sie im Beginn mit fast allen Frequenzen nahezu simultan ein und brechen am Ende nach ziemlich gleichbleibendem Aufbau nicht ganz so abrupt ab. In den Formen mit Anlaut besteht dieser im wesentlichen nur aus Frequenzen im Bereich zwischen 2—4 kHz, erst anschließend setzt dann der Hauptteil des Rufes in der vorher für den einteiligen Laut beschriebenen Weise ein.

Die Frequenzverteilung ist überwiegend bis rein geräuschhaft spektral, läßt manchmal aber stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen; die Anlaute weisen einen eher klangartigen Charakter auf.

4.7.2 Altersklasse II

Alle in diesem Entwicklungszeitraum aufgezeichneten Rufe stammen von zwei Wurfgeschwistern, die über eine längere Phase hin beobachtet werden konnten; die Laute lassen sich als Mauzer einordnen.

4.7.2.1 Mauzen (s. Abb. 293—297)

Die Mauzer sind Rufe sehr unterschiedlichen Klangcharakters und sind in auffälliger Weise häufig zweisilbig oder aus zwei getrennten Komponenten zweiteilig aufgebaut. Sie sind in ihrer Tonhöhe sehr variabel und meist ziemlich kurz. Bemerkenswert ist das in den meisten Fällen explosive Einsetzen der Laute mit relativ hoher Intensität, in den Formen mit Anlaut trifft dieses Merkmal auf den Hauptteil zu. Bisweilen äußern die Jungen Mauzer spontan, die einzelnen Individuen unterschiedlich häufig, dabei ist die Körperhaltung nicht fixiert. Eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist gut sichtbar, das Maul ist durchweg weit aufgerissen — oft schon kurz vor der Lautartikulation. Neben der spontanen Äußerung der Mauzer sind als auslösende Reize für diese Rufform Hunger, Unterkühlung und die andauernde Trennung vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern zu nennen. Mit Fortdauer solcher Situationen werden die Mauzer intensiver. Ihre Funktion ist einmal darin zu sehen, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, dann aber wohl auch mit der zunehmenden Mobilität der Jungen den Zusammenhalt der Wurfgeschwister miteinander und mit der Mutter zu gewährleisten. Die Intensität dieser Rufform ist über einen großen Bereich variabel, von sehr leisen bis zu angesichts der Körpergröße der Jungen recht lauten Formen. Die zeitliche Änderung der Intensität im Rufverlauf ist durch den häufig zweiteiligen Aufbau mit einem leiseren Anlaut und dem intensiven Hauptteil des Mauzers gegeben. Der relative Unterschied in der Lautstärke zwischen beiden Komponenten schwankt in den einzelnen Rufen, ist meist aber erheblich. Zudem besteht zwischen beiden ein Amplitudenabfall von ca. 0,1 sec, in dem in den zweiteiligen Rufen gar keine Frequenzanteile vorhanden sind bzw. eventuell intensitätsmäßig unterhalb der Erfassungsgrenze bei dem gewählten Auswertungsverfahren liegen. Im Hauptteil des Lautes setzen im Beginn nahezu alle Frequenzanteile simultan mit hoher Amplitude ein, das Rufende ist weniger abrupt. Aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen weisen ebenfalls interne Lautstärkenveränderungen auf. Die Rufdauer beträgt im ausgewerteten Tonbandmaterial 0,2—0,6 sec, die Mehrzahl der Mauzer ist länger als 0,3 sec; gekoppelte Formen messen bis zu 1,2 sec. Sind mehrere Rufe zu einer Lautfolge gereiht, so ist diese arhythmisch. Die Frequenzzusammenset-

zung umfaßt Anteile zwischen 0,25 bis über 7 kHz, der Grad der Ausbildung der Frequenzen unter 1 kHz und oberhalb 5 kHz ist dabei ziemlich variabel. Regelmäßige Lücken im Aufbau treten nicht auf, vielen Rufen fehlen jedoch am Beginn des Hauptteils in den zweiteiligen Formen Anteile unter 1 kHz. Je nach der Klangfarbe der Mauzer schwankt die Lage der Frequenzen großer Amplitude im Bereich zwischen 1,5—5 kHz. Deutlich ist auch im Verlauf der Entwicklung innerhalb dieser Altersklasse eine Verlagerung des Intensitätsmaximums von anfangs zwischen 2 bis 3 kHz zu zwischen 1—2 kHz gegen Ende des dritten Lebensmonats. Die zeitliche Änderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf ist in den zweisilbigen/-teiligen Formen signifikant, der Anlaut setzt sich aus Anteilen zwischen 2—5 kHz zusammen, im Beginn des Hauptteils sind alle Frequenzen über den gesamten Bereich dann weitgehend simultan ausgebildet; ihr Abbrechen am Lautende ist weniger abrupt. Die Frequenzverteilung ist in allen analysierten Mauzern ganz überwiegend geräuschhaft spektral, nur der Anlaut und der Beginn des Hauptteiles lassen stellenweise einen Formantaufbau erkennen, besonders im weniger intensiven basalen Bereich. Ein Tonhöhenwechsel im Verlauf der Mauzer ergibt sich durch den Intensitätsunterschied zwischen Anlaut und Hauptteil des Rufes, der auch noch zusätzlich wesentlich reicher an hohen Frequenzanteilen als ersterer ist, zudem in den einteiligen Formen und ebenso innerhalb des Hauptteiles dadurch, daß im Lautbeginn explosiv alle Frequenzen über den gesamten Bereich mit großer Amplitude einsetzen, während das Lautende von tieferen Anteilen geringer Intensität bestimmt ist. Die Basalformante findet sich mit im Lautverlauf unterschiedlicher relativer Intensität zwischen 0,25—0,3 kHz, der Formantquotient läßt sich wegen des hohen Grades spektraler Frequenzverteilung nicht ermitteln.

#### 4.7.3 Altersklasse III

Die Lautäußerungen junger Löwen in dieser Altersstufe sind von Klangcharakter und Aufbau her ungemein vielfältig, jedoch zunehmend dunkler in ihrer Tonhöhe und überwiegend geräuschhaft. Daneben kommen selten auch helle, klangartige Rufe vor. Alle Formen sind durch Übergänge miteinander verbunden und lassen sich einheitlich als Mauzer klassifizieren.

##### 4.7.3.1 Mauzen (s. Abb. 298—309)

Vorherrschend ist weiterhin die zweiteilige Ausbildung dieser Rufform mit leisem Anlaut und anschließendem Hauptteil größerer Lautstärke (s. Abb. 298, 304 bis 307). Bisweilen rufen die Jungen spontan, einzelne Individuen sind auch recht ruffreudig, allgemein sind die Mauzer jedoch nicht häufig zu beobachten. Die Tiere äußern sie in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in relativ intensiven Formen sichtbar. Die Maulöffnung bei der Lautgebung ist variabel, meist ist es ziemlich weit aufgerissen, aber wechselnd je nach Tonhöhe, Klangfarbe und Intensität der Rufe. Jungtiere antworten einander oft gegenseitig auf ihre Mauzer, ebenso auf Mauzlaute des Muttertieres. Sie beginnen mit großer Sicherheit zu rufen, wenn man sie von der Mutter oder den Wurfgeschwistern absperrt, mit zunehmender Dauer der Trennung mit steigender Intensität der Rufe. Deren Funktion ist also wohl im Dienste des Zusammenhalts des Wurfgeschwisterverbandes untereinander und mit dem Muttertier zu sehen.

Die Intensität dieser Lautform schwankt über einen erheblichen Bereich, übersteigt aber eine mittlere Lautstärke nicht. Die meisten Rufe besitzen in ihrem zwei-

silbigen/-teiligen Aufbau eine deutliche interne Intensitätsveränderung zwischen einem leiseren Anlaut und dem anschließenden Hauptteil größerer Amplitude. Dieser kann durch eine Pause bis zu 0,3 sec vom vorhergehenden Anlaut getrennt sein. Der Hauptteil setzt für fast alle Frequenzen in seinem Beginn mit gleicher, relativ hoher Amplitude weitgehend simultan ein, das Rufende klingt langsam in seiner Lautstärke ab; dieses Merkmal ist allerdings durch den Halleffekt im Lautspektrogramm noch verstärkt. Einteilige Mauzformen können von weitgehend gleichbleibender Intensität in ihrem Verlauf sein (s. Abb. 302, 303, 309), aus mehreren Einzellauten gekoppelte weisen interne Lautstärkenschwankungen auf. Die Dauer der einzelnen ein- und zweiteiligen Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3—1,2 sec (Summe aus beiden Komponenten einschließlich der in zweiteiligen Formen vorhandenen Pause zwischen beiden), gekoppelte sind bis zu 3,0 sec lang. Zwischen zu einer Lautfolge gereihten Mauzern bestehen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung enthält Anteile von 0,2 bis über 7 kHz, zeigt allerdings erhebliche Unterschiede in der Ausbildung der Frequenzen oberhalb 4 kHz, die vor allen Dingen bei den relativ älteren Tieren gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres häufig auch weitgehend fehlen können, ohne daß durchgehende Lücken im Aufbau vorhanden sind. Ebenso verschiebt sich der Bereich der Frequenzen großer Amplitude mit fortschreitendem Alter nach unten, anfangs umfaßt er die Anteile zwischen 0,4—5 kHz, später nur noch von 0,2—3 kHz. Dementsprechend sinkt auch die Lage des Intensitätsmaximums von durchweg um 0,9 kHz — in sehr hellen Formen kann es auch bis hinauf zu 2,3 kHz ausgebildet sein — nach zwischen 0,5—0,8 kHz ab. Auch hier sind sehr hellklingende Mauzer mit der größten Amplitude bis hinauf zu 2,1 kHz noch vorhanden. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit im Rufverlauf ist signifikant in den zweisilbigen/-teiligen Formen, wo der Anlaut sich im wesentlichen auf den Bereich unterhalb 4 kHz beschränkt, der anschließende Hauptteil dann aber nahezu simultan über den gesamten Frequenzbereich einsetzt, zu seinem Ende hin fallen die hohen Anteile fortschreitend aus. Die Dehnung der tiefen Frequenzen am Schluß ist durch den Halleffekt noch verstärkt. Die einteiligen Mauzer entsprechen in ihrem Aufbau im wesentlichen dem Hauptteil (s. 303, 309) oder können auch abweichend ausgebildet sein, indem die Lautmitte sich aus höheren Frequenzanteilen als Anfang und Ende des Rufes zusammensetzt, sie verlaufen also in einer Bogenform (s. Abb. 301). Die Frequenzverteilung ist in den einzelnen Rufen sehr unterschiedlich, die zweiteiligen sind stark spektral, ebenso die einteiligen mit explosivem Einsetzen des Lautes. In hellen, einteiligen Mauzformen ist sie durchweg klangartig, die Formanten verlaufen in einem Bogen mit geringem internen Tonhöhenunterschied. Die Lage der Basalformante variiert je nach Tonhöhe des Rufes und Alter des Tieres im Bereich unterhalb 1,5 kHz und ist durchweg von großer Amplitude. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , helle Mauzformen bestehen oft nur aus wenigen Formanten.

### 4.7.4 Altersklasse IV

Weiterhin sind Mauzer unterschiedlichen, zunehmend dunkleren Klangcharakters die vorherrschenden Lautäußerungen junger Löwen in ihrem zweiten Lebenshalbjahr. Ungefähr um dessen Mitte ließ sich erstmals eine weitere, vorwiegend intensive Rufform beobachten, die durch einen deutlichen Tonhöhenabfall von ihrem Anfangs- zum Schlußteil gekennzeichnet ist, die zweite Rufhälfte läßt einen inter-

nen rhythmischen Impulswechsel erkennen; es handelt sich um den Hauptruf mit Nachstoßelement.

4.7.4.1 Mauzen (s. Abb. 310—313)

Diese Lautform wird nach wie vor überwiegend zweisilbig/-teilig geäußert, sie ist durchweg von geringer Lautstärke und jetzt meist dunkel im Klang. Die Jungtiere sind in diesem Alter nicht sehr ruffreudig, Mauzer rufen sie bisweilen allerdings auch spontan. Die Lautgebung erfolgt in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist kaum sichtbar, in den leiseren Formen gar nicht. Die Maulöffnung variiert erheblich. Neben der Spontanartikulation treten Mauzer in bestimmten Zusammenhängen ziemlich regelmäßig auf, so, wenn man die Jungtiere eines Wurfes voneinander oder vom Muttertier trennt, die Tiere antworten sich meist gegenseitig auf ihre Rufe. Manchmal fallen die Jungen mit Mauzern auch in das Chorgebrüll adulter Tiere ein. Mauzlaute dürften hauptsächlich im Dienste des Zusammenhalts des Wurfgeschwisterverbandes untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich stehen.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, die Änderung der Lautstärke im zeitlichen Verlauf der Rufe ist besonders in den zweisilbigen/-teiligen Ausbildungen deutlich. Die weniger intensiven Anlaute können bis zu 0,2 sec vom Hauptteil abgesetzt sein. Dieser erreicht meist im Beginn fast simultan für alle Frequenzanteile gleich eine hohe Amplitude, das Rufende ist weniger abrupt. Einteilige Laute sind von ziemlich gleichbleibender Lautstärke, daneben kommen zweiteilige Formen mit nahezu gleichintensivem Anlaut und Hauptteil vor. Die Dauer der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,5 und 1,2 sec. In Lautfolgen sind sie arhythmisch gereiht. Der Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,2—6 kHz umfassen; regelmäßige Lücken treten darin nicht auf, die meisten Rufe gehen in ihrer Zusammensetzung aber kaum über 3 kHz hinaus. Alle Frequenzen großer Amplitude finden sich unterhalb 2 kHz, die Lage des Intensitätsmaximums schwankt im Bereich von 0,35—0,7 kHz, dabei sind keine deutlichen altersabhängigen Veränderungen festzustellen. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Ablauf der Rufe ist wieder besonders deutlich in den zweisilbigen/-teiligen Formen; hier sind die Anlaute meist im wesentlichen auf die Anteile unterhalb 1 kHz beschränkt, die Hauptteile setzen danach über einen größeren Frequenzbereich ein. Zum Ende des Lautes hin fallen die hohen Frequenzen sukzessive aus, hierbei ist jedoch auch der Halleffekt zu bedenken. Die Frequenzverteilung in den Mauzern ist überwiegend geräuschhaft spektral, nur stellenweise ist der Verlauf einzelner Formanten zu erkennen.

4.7.4.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 314—317)

Diese Rufform wurde im Verlauf der Stimmentwicklung des Löwen erstmals für ein ungefähr zehnmonatiges männliches Jungtier aufgezeichnet. Die Rufe vorwiegend hoher Intensität weisen eine deutliche Zweigliederung in eine eher klangartige, helle erste Rufhälfte und ein tiefes, nachgestoßenes Rufende rauh geräuschhaften Charakters, das Nachstoßelement, auf. In dessen Verlauf ist teilweise ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zu hören. Die Tiere äußern diese Rufe nicht häufig, bisweilen aber wohl auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lautgebung ist beliebig, vornehmlich rufen sie jedoch im Stehen oder Gehen, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiven Formen deutlich ausgebil-

det. Das Maul ist in der ersten Rufhälfte weit geöffnet und die Oberlippen sind hochgezogen, die oberen Caninen liegen bisweilen in ihrer ganzen Länge frei, manchmal sind sie auch nur teilweise sichtbar. Im zweiten Teil des Rufes, dem Nachstoßelement, ist das Maul wieder mehr geschlossen und die Oberlippen bedekken die oberen Caninen meist ganz. Auslösende Reize für die Artikulation dieser Rufform sind im wesentlichen die Trennung vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern, bisweilen fallen die Jungtiere mit diesen Rufen auch in das Chorgebrüll adulter Löwen ein. Direkt nach dem Absperren von der Mutter äußern die Jungen meist zuerst einige Mauzer, mit Fortdauer der Situation treten an ihre Stelle die intensiveren Hauptrufe mit Nachstoßelement. Deren Funktion ist wohl im Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier auch über größere Distanz zu sehen.

Die Intensität der Rufe ist vorwiegend relativ hoch, leisere Formen mit Ausbildung eines Nachstoßelements kommen aber auch vor. Das Intensitätsmaximum ist meist im Übergang zwischen der ersten, helleren Rufhälte und dem Nachstoßelement erreicht. Der interne rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement zwischen kurzen Phasen größerer und geringerer Amplitude ist im Lautspektrogramm strukturell nicht nachweisbar, läßt sich aber mit dem Gehör wahrnehmen und ist bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich. Die Dauer dieser Rufform beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial 1,3—1,6 sec, eine aus zwei Einzelrufen gekoppelte Form ist 2,4 sec lang. Meist sind Hauptrufe mit Nachstoßelement zu Lautfolgen gereiht, in diesen bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Pausen. Die Frequenzzusammensetzung zeigt einige Varianz, Lücken sind jedoch nicht durchgehend vorhanden; es können Anteile zwischen 0,2 bis 6 kHz ausgebildet sein. Einige Rufe sind in ihrem Aufbau aber ganz auf den Bereich unterhalb 3 kHz beschränkt. Entsprechend unterschiedlich ist die Lage der Frequenzen großer Amplitude, alle Laute haben solche basal bis 1,5 kHz, in einigen reichen sie allerdings bis fast 4 kHz hinauf. Das Intensitätsmaximum findet sich durchgehend zwischen 0,25—0,45 kHz — eher zur oberen Grenze dieses Bereichs hin — im Übergang zwischen der ersten Lauthälfte und dem Nachstoßelement. In dem hellerklingenden Anfangsteil sind Anteile um 0,65 kHz von kaum geringerer Amplitude. Die zeitliche Änderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf zeigt folgende einheitliche Merkmale: das Nachstoßelement ist durchweg reicher an hohen Frequenzanteilen als die erste Rufhälfte, wo basale Anteile, die wiederum im Nachstoßelement deutlich ausgebildet sind, weitgehend fehlen können. Die Frequenzverteilung läßt in den beiden Rufhälften ein unterschiedliches Bild erkennen, das den menschlichen Höreindruck von dieser Rufform bestätigt. Der Anfangsteil ist überwiegend klangartig, die zweite Lauthälfte, das Nachstoßelement, nahezu rein geräuschhaft spektral in seinem Aufbau. Der Formantverlauf in der ersten hellerklingenden Rufhälfte entspricht einer gering überhöhten Bogenform, im Beginn ist noch ein kurzer Aufwärtsbogen ausgebildet. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist wegen der spektralen Überlagerung im Nachstoßelement nicht meßbar. Der deutlich wahrnehmbare Tonhöhenunterschied im Rufverlauf ergibt sich dadurch, daß anfänglich alle intensiveren Anteile oberhalb 0,5 kHz liegen, im Nachstoßelement jedoch diejenigen bis hinab zu 0,2 kHz große Amplitude haben. Die Basalformante ist im hellen, klangartigen Anfangsteil mit geringer Intensität in wechselnder Lage zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet, im Nachstoßelement ist sie wegen der spektralen Frequenzverteilung nicht vorhanden, die Anteile in diesem

Bereich sind dort aber von hoher Amplitude. In der ersten Rufhälfte sind neben der Basalformante meist noch 4 vorwiegend intensive Formanten unterhalb 1,5 kHz am Rufaufbau beteiligt, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

4.7.5 Weitere Lautelemente junger Löwen

Schaller (1972) beschreibt das Puffing bei einem von ihm aufgezogenen Jungtier, macht aber keine Angaben dazu, wann diese Lautform erstmals beobachtet wurde und wie lange sie im Verlauf der weiteren Entwicklung erhalten blieb. Im Rahmen dieser Untersuchung gelang es nicht, das Puffing bei jungen Löwen festzustellen. Wahrscheinlich ist bei der sehr geringen Intensität des Lautes eine Distanz von weniger als 0,5 Meter zum lautgebenden Tier notwendig, um ihn wahrzunehmen. Nach Schallers (1972) Beschreibung ist das Puffing der Junglöwen in seinem Aufbau und Klangcharakter weitgehend dem gleichen Laut der adulten Tiere ähnlich, wesentliche strukturelle Unterschiede sind unwahrscheinlich. Die Funktion des Puffing dürfte bei den Jungtieren wohl die eines Beschwichtigungslautes sein.

4.8 Leopon

Von den in dieser Untersuchung erfaßten Hybriden liegt nur für den Leopon etwas Material zur Stimmentwicklung vor. Es umfaßt die Lautäußerungen eines männlichen und zweier weiblicher Jungtiere im Alter von ungefähr neun Monaten. Eigene Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten dieser Tiere waren nicht möglich.

4.8.1 Altersklasse IV

Die aufgezeichneten Rufe lassen durchweg deutliche Unterschiede in der Tonhöhe zwischen den Lauten der beiden Weibchen einerseits und des Männchens andererseits erkennen, zudem äußern sie auch meist verschiedene Rufformen. Alle rufartigen Lautäußerungen sind als Mauzer und Hauptrufe einzuordnen.

4.8.1.1 Mauzen (s. Abb. 318—320)

Diese Laute sind oft zweisilbig/-teilig aus kurzem, leisen Anlaut und dann explosiv mit relativ großer Intensität einsetzendem Hauptteil aufgebaut (s. Abb. 320); sie sind in ihrem Charakter ziemlich geräuschhaft. Wegen der fehlenden eigenen Beobachtungen sind keine Angaben zu folgenden Kriterien der Beschreibung möglich: Häufigkeit dieser Lautform, Motorik bei ihrer Artikulation, Auslösung und Funktion des Mauzens.

Seine Intensität ist gering bis mittel. Die interne zeitliche Veränderung der Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist deutlich in den zweiteiligen/-silbigen Formen mit Anlaut und Hauptteil, beide Komponenten können zudem noch durch einen Amplitudenabfall bis zu 0,1 sec getrennt sein. Der Hauptteil erreicht durchweg nahezu simultan im Beginn für alle Anteile gleich hohe Intensität, das Rufende klingt allmählich aus, hier ist allerdings auch der Halleffekt zu berücksichtigen. Die Dauer beträgt zwischen 0,3—1,0 sec; meist sind Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, dabei bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Pausen. Die Frequenzzusammensetzung kann Anteile zwischen 0,2 bis über 7 kHz umfassen, die Frequenzen großer Amplitude sind in diesem Bereich unterschiedlich verteilt und können sich zwischen 0,5—6 kHz finden. Das Intensitätsmaximum schwankt in seiner Lage von 0,7—1,6 kHz, liegt vorwiegend jedoch um 1 kHz im Beginn des Lautes bzw. in den zweiteiligen Formen am Anfang des Hauptteils. Die Änderung des Frequenz-

aufbaus als Funktion der Zeit im Verlauf der Mauzer ist in den zweisilbigen/-teiligen Formen deutlich ausgeprägt, der Anlaut ist im wesentlichen auf Anteile unterhalb 2 kHz beschränkt, der anschließende Hauptteil setzt dann fast gleichzeitig in allen Anteilen über den gesamten Frequenzbereich ein. Am Rufende fallen die hohen Frequenzen sukzessive aus, dabei ist allerdings auch der Einfluß des Halleffekts auf die Ausprägung dieses Merkmals zu bedenken. Der gleiche Aufbau wie für den Hauptteil gilt für die einteiligen Mauzer (s. Abb. 318, 319). In den einteiligen Mauzformen fehlen am Beginn des Lautes weitgehend die Frequenzen unterhalb 1 kHz, die höheren setzen fast simultan ein, am Lautende herrschen die tiefen Anteile vor. Der deutliche interne Tonhöhenwechsel in zweiteiligen Mauzern wird durch die relativ basale Frequenzzusammensetzung des leisen Anlauts im Kontrast zu den intensiven hohen Anteilen im Beginn des Hauptteils des Lautes hervorgerufen, im letzteren zusätzlich noch zwischen dessen Anfang und Ende, ebenfalls aufgrund der unterschiedlichen Frequenzanteile. Die Frequenzverteilung ist überwiegend geräuschhaft spektral und läßt nur stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

4.8.1.2 Hauptruf (s. Abb. 321, 322)

Diese Rufform stellt einen zu großer Intensität gesteigerten Mauzer dar, sie ist manchmal wie dieser auch zweiteilig ausgebildet. Hauptrufe sind vorwiegend klangartig und haben einen deutlichen internen Tonhöhenwechsel. Aus den angeführten Gründen fehlen folgende Kriterien der Beschreibung: Häufigkeit dieser Lautform, Motorik bei ihrer Artikulation, ihre Auslösung und Funktion.

Die Intensität der Hauptrufe ist durchweg relativ hoch, sie bilden mit den weniger lautstarken Mauzern ein Kontinuum. In den zweiteiligen Formen besteht ein deutlicher Intensitätsunterschied zwischen Anlaut und Hauptteil, der allerdings nicht sofort über den ganzen Bereich mit hoher Amplitude einsetzt; zwischen beiden Komponenten ist zusätzlich ein signifikanter Intensitätsabfall bis zu 0,1 sec Dauer ausgebildet. Die Rufe sind im vorhandenen Tonbandmaterial zwischen 0,7—1,3 sec lang; in Lautfolgen sind sie, häufig zusammen mit Mauzern, arhythmisch gereiht. Ihre Frequenzzusammensetzung kann Anteile zwischen 0,2—7 kHz umfassen, große Amplitude erreichen diejenigen von 0,2—4 kHz, die größte liegt zwischen 0,7 bis 1,5 kHz, vornehmlich im ersten Rufteil bzw. der ersten Hälfte des Hauptteils in den zweiteiligen Formen um 1,0 kHz. Die zeitliche Änderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf läßt in den einteiligen Rufen ein Vorherrschen hoher Anteile in der ersten Lauthälfte erkennen, das Einsetzen der Frequenzen am Anfang erfolgt nicht ganz gleichzeitig, hohe kommen etwas nach. Am Rufende enthalten die Laute im wesentlichen nur noch Frequenzen unterhalb 3 kHz. Der gleiche Aufbau gilt für den Hauptteil in den zweiteiligen Formen, hier setzt sich der Anlaut nur aus Anteilen im Bereich von 0,2—3 kHz zusammen. Die Frequenzverteilung im Hauptruf ist sehr variabel und schwankt in den verschiedenen Lauten zwischen nahezu rein spektralem bis überwiegend klangartigem Aufbau. Die Formanten haben eine Bogenform mit etwas längerem, auslaufenden Schenkel in der zweiten Rufhälfte. Ihr interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf ist nicht exakt zu bestimmen, weil sie teilweise durch spektrale Überlagerung breit verwischt sind. Der hörbare Tonhöhenunterschied ergibt sich auch dadurch, daß anfangs wesentlich höhere Anteile am Rufaufbau beteiligt sind und erst oberhalb 0,5 kHz größere Amplitude erreichen, während gegen Ende die basalsten hohe Intensität haben. Die Basalformante findet sich mit

variierender Zusammensetzung im Bereich unterhalb 0,5 kHz und ist im zweiten Rufteil von relativ hoher Intensität. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . .

4.8.2 Weitere Lautelemente junger Leopons

Bei der Auswertung und Einordnung der Rufformen der Jungtiere ist es nach den vorhandenen Tonbandaufnahmen nicht eindeutig, ob der Anlaut vor einem Hauptruf eventuell inspirativ erzeugt ist, also einen Vorstoßer darstellt. In einigen Hauptrufen einteiligen Aufbaus könnte der Lautbeginn vielleicht auch in der einatmenden Phase artikuliert sein, im wesentlichen ist diese Rufform dann aber exspirativ.

## 5. Vergleich der Lautrepertoires der untersuchten Arten

Der Vergleich der Lautrepertoires der einzelnen Arten erfolgt rein inventarisierend ohne funktionale Aspekte, auf strukturelle Gesichtspunkte ist nur vereinzelt eingegangen, sie sind Gegenstand späterer Ausführungen. Der übergreifende Vergleich umfaßt nur die im Rahmen dieser Untersuchung behandelten Lautelemente — also unter Ausschluß von allen Lautäußerungen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens wie Fauchen, Spucken u. a., die wohl allen Feliden gemeinsam sind. Sofern in der Literatur für die einzelnen Arten Lautformen beschrieben sind, die im Zusammenhang dieser Untersuchung nicht beobachtet wurden oder abweichend von der bisherigen Auffassung eingeordnet sind, ist darauf Bezug genommen.

Einwände dahingehend, daß schon in der Einzelbesprechung nomenklatorisch im voraus eine Gleichsetzung der mit demselben Terminus bei verschiedenen Arten versehenen Lautäußerungen vollzogen ist — also damit auch den Repertoirevergleich bestimmt —, können auf ihre Berechtigung hin anhand der Strukturmerkmale der Laute überprüft werden. Zudem schließt sich noch eine spezielle Homologieuntersuchung an, die auf die strukturellen Beziehungen der einzelnen Lautelemente im intra- und interspezifischen Vergleich eingeht.

5.1 Altersklasse VI

Bei den adulten Tieren ist ein Vergleich der Lautinventare der Arten am besten möglich, weil hier die Materialsammlung am umfangreichsten ist. Für einzelne Lautelemente wird aber eine genaue Einordnung auch jetzt noch nicht erfolgen können, dies ist im jeweiligen Falle dann erwähnt.

5.1.1 Mauzen

Das Mauzen als vorwiegend leiser Laut unterschiedlicher Tonhöhe und Klanghaftigkeit ist allen untersuchten Arten gemeinsam, es stellt sehr wahrscheinlich das Grundelement aller rufartigen Lautformen der Feliden dar. Die einzelnen Arten weisen teilweise typische Abwandlungen dieser Rufform auf; hier ist weiteres Tonbandmaterial notwendig, um die gesamte Variationsbreite des Mauzens inner- und zwischenartlich zu klären. Relativ häufig sind bei einigen Arten zweiteilige Formen dieses Lautes. Der Vogelruf des Pumas ist als zum Lautkontinuum Mauzer gehörig anzusehen, er zeichnet sich durch seine Klangartigkeit, Tonhöhe und den erheblichen internen Tonhöhenwechsel aus, ist aber stufenlos aus dem Mauzer abzuleiten. Auch alle anderen Arten besitzen hellklingende Mauzformen, diese sind aber, im Gegensatz zum Vogelruf beim Puma, nicht so häufig und meist auch nicht so ein-

deutig strukturell gegenüber den übrigen Ausbildungen im Lautkontinuum Mauzen charakterisiert.

### 5.1.2 Hauptruf

Der Hauptruf als intensiver mauzartiger Ruf ist allen Arten dieser Untersuchung außer dem Löwen eigen. Der Hauptruf bildet mit dem Mauzer ein Lautkontinuum, beide sind in einem mittleren Intensitätsbereich nicht voneinander zu trennen, stellen also die Extrembereiche der Intensitätsskala eines zusammenhängenden Lautsystems dar. Die Beobachtungen zur Lautgebung des Löwen sind so zahlreich, daß die Aussage, daß diese Art den Hauptruf nicht ausbildet, als weitgehend gesichert anzusehen ist. Intensive Rufe des Löwen sind grundsätzlich von anderer Struktur. Ob ein Zusammenhang zwischen der sozialen Lebensweise des Löwen und dem Fehlen des Hauptrufes besteht, ist nicht zu entscheiden. Auf strukturelle Verschiebungen im Übergang vom Mauzer zum Hauptruf ist an anderer Stelle eingegangen.

### 5.1.3 Hauptruf mit Nachstoßelement

Außer beim Nebelparder, wo die Aussage über das Vorkommen dieser Rufform noch weiter abgesichert werden muß, ist sie vorwiegend intensiv bei Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe ausgebildet; sie bildet also bei (Nebelparder), Tiger, Jaguar und Leopard neben dem Hauptruf eine zweite, intensive Rufform, der Löwe besitzt nur diese. Bei allen Arten kann allerdings auch in leiseren Formen ein Nachstoßelement ausgebildet sein, beim Nebelparder ist dies noch fraglich.

### 5.1.4 Nachstoßer

Im wesentlichen als Element strukturierter Rufreihen findet sich diese Rufform bei Jaguar, Leopard und Löwe, alle drei Arten bilden sie aber auch einzeln im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement aus, Jaguar und Leopard vielleicht auch nach einem Hauptruf. Zwischen diesen beiden Nachstoßerformen bestehende strukturelle Unterschiede sind an anderer Stelle besprochen. Die Ausbildung des Nachstoßers als eigenständige Rufform ist als eine wichtige Voraussetzung zur Entstehung der strukturierten Rufserien bei diesen Arten anzusehen, diese bestehen ja im wesentlichen aus Nachstoßern; die Arten mit einer strukturierten Rufreihe bilden auch Nachstoßer aus und diejenigen Arten, die den Nachstoßer als eigenständige Rufform besitzen, sind ebenso auch die einzigen mit einer strukturierten Rufreihe.

Die mehrfach in der Literatur angeführte Beschreibung von Tigerrufen (Baikov 1925 zit. n. Hemmer 1966, Brehm 1915, Mazak 1965) mit einem wiederholten Hervorstoßen des Lautendes hat zu der Vermutung Anlaß gegeben, auch der Tiger besitze den Nachstoßer als eigenständiges Lautelement. Hier ist Hemmers (1966) Erwägung zuzustimmen, daß alle diese Angaben wohl auf eine gemeinsame Quelle zurückzuführen sind (Blanford 1888—1891 zit. n. Hemmer 1966). Die Beschreibung in ihrer ursprünglichen Form könnte auch auf einen langgezogenen, aus mehreren Einzelrufen gekoppelten Hauptruf zutreffen, da durch den kurzfristigen Intensitätsabfall zwischen den Einzelrufelementen durchaus der Eindruck eines wiederholt hervorgestoßenen Lautes entstehen kann.

### 5.1.5 Vorstoßer

Vorstoßer sind als regelmäßig auftretendes Lautelement nur dem Leoparden eigen, bei dieser Art bilden sie neben den Nachstoßern die zweite wesentliche Laut-

form in der Rufreihenzusammensetzung. Je ein inspirativer Vorstoßer gehört zu dem anschließenden, intensiveren exspirativen Nachstoßer, beide sind häufig direkt gekoppelt und werden in einer zusammenhängenden Ein- und Ausatmungsphase erzeugt, sind also als Laut-Einheit aufzufassen. Selten treten einzelne auch in den strukturierten Rufreihen des Löwen jeweils vor einem Nachstoßer auf, sind allerdings von sehr geringer Intensität. Einige wenige Individuen bilden Vorstoßer nahezu obligatorisch in ihren Rufreihen aus, hier sind sie dann auch intensiver. Noch seltener als beim Löwen findet sich diese Rufform vereinzelt kaum wahrnehmbar in strukturierten Rufreihen beim Jaguar, hier jedoch im Gegensatz zu der Anordnung bei den beiden anderen Arten direkt im Anschluß an einen Nachstoßer; diese Art atmet demnach lauthaft im Vorstoßer nach dem vorgehenden, intensiven exspirativen Nachstoßer ein.

#### 5.1.6 Strukturierte Rufreihe

Diese in regelmäßiger Weise aus verschiedenen Einzelrufelementen zusammengesetzte Lautform („Gestalt“) findet sich in jeweils arttypischer Ausprägung bei Jaguar, Leopard und Löwe. Die Unterschiede in der Rufreihenausbildung bei den einzelnen Arten und ihre eventuelle Aussage im Hinblick auf deren systematische Stellung zueinander sind Gegenstand anschließender Erörterungen. In allen strukturierten Rufreihen bilden Nachstoßer ein wesentliches Bauelement, ihre Ausprägung als eigenständige Rufform ist — wie schon einmal betont — als eine Voraussetzung für die Entstehung dieser Rufreihen anzusehen. Alle anderen Arten reihen ihre Rufe arhythmisch, d. h. in homo- und heterotypen Lautfolgen bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine (arttypisch) regelmäßigen Abstände. Weitere arttypische Merkmale einer gesetzmäßigen Abfolge wie Dauer und/oder relative Intensität der Einzelrufe innerhalb der Lautfolgen sind ebenso nicht vorhanden. Bisweilen treten wohl auch bei diesen Arten homotype Lautfolgen mit für einige Zeit nahezu gleichmäßiger Reihung und/oder Intensität bzw. Intensitätsveränderung der Einzelrufe auf, dies jedoch weder regelmäßig noch bei mehreren Individuen einer Art in gleicher Form.

Auch Jaguar, Leopard und Löwe rufen manchmal arhythmische Lautfolgen unregelmäßiger Zusammensetzung, diese sind aber vorwiegend von geringer Intensität; bei voller Rufintensität artikulieren sie ihre jeweiligen artspezifischen strukturierten Rufreihen.

Neben sicherlich allgemein verbreiteten individualspezifischen Unterschieden in der Frequenzzusammensetzung einer Lautform und der relativen Intensitätsverteilung darin finden sich bei den Arten mit strukturierter Rufreihe in deren Einzelrufzusammensetzung und Rhythmus wahrscheinlich zusätzliche individualkennzeichnende Merkmale.

#### 5.1.7 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Soweit hier fehlende Beobachtungen (Nebelparder, teilweise Irbis) und Lautanalysen Aussagen zulassen, besitzen wohl alle Arten der Untersuchung in beiden Geschlechtern jeweils spezifische Lautformen während der Kopula. Solange keine lautspektrographischen Auswertungen vorliegen, ist nicht zu entscheiden, wie weit es sich hierbei wirklich um eigenständige Lautelemente oder nur — wenn vielleicht auch typische — Abwandlungsformen anderer wie z. B. des Mauzens handelt; möglich erscheint auch eine Überlagerung verschiedener Lautformen (TEMBROCK 1971).

Ziemlich einheitlich setzt die Lautartikulation der Männchen wahrscheinlich im Augenblick der vollständigen Immissio Penis ein und hält danach bis zum Abspringen vom Weibchen an, manchmal auch noch etwas länger. Ob männliche Pumas hier eine Ausnahme bilden, ist noch nicht hinreichend geklärt. Diese Lautformen sind mit einiger Sicherheit bei allen Arten Ableitungen aus dem Lautkontinuum Mauzen/Hauptruf mit für diesen Verhaltenszusammenhang spezifischer Ausbildung. Die weiblichen Tiere (auch hier fehlen Beobachtungen für Nebelparder und Schneeleopard) äußern spezifische Lautformen meist schon bei Annäherung des Männchens oder an dieses, die dann über die gesamte Dauer der Begattung beibehalten werden. Beim Abspringen des Katers schlagen sie dann mehr oder weniger abrupt in Grollen, Fauchen u. ä. um, nachdem diese Laute, teilweise mit ansteigender Intensität, manchmal schon vorher den für die Paarung typischen überlagert waren. Der Puma steht unter den Arten dieser Untersuchung, soweit hierzu Beobachtungen vorliegen, einzig da, weil auch die Weibchen einen wahrscheinlich vom Kontinuum Mauzen/Hauptruf abgeleiteten Orgasmusschrei äußern. Die während der Kopula von den weiblichen Tieren erzeugten Laute lassen gewisse Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Arten erkennen. Wiederum zeigt der Puma mit dem aus dem Schnurren und einer variablen Mauzkomponente — vorwiegend in alternierender Abfolge — zusammengesetzten Laut eine nur bei dieser Art anzutreffende Ausbildung. Diese Lautform äußern die Weibchen während der gesamten Hitzeperiode, in der Kopula mit gesteigerter Intensität, bis sie an ihrem Ende in den Orgasmusschrei übergeht. Die Weibchen von Leopard und Löwe, beim Jaguar ist es wahrscheinlich, besitzen das Hitzegrollen, das kontinuierlich in in- und exspirativer Atemphase erzeugt werden kann; bei schwacher Ausbildung des Lautes ist nur die letztere vorhanden. Das Hitzegrollen ist bisweilen wohl auch als Schnurren bezeichnet worden (Hemmer 1966), Leyhausen (1956) betrachtet beide als einander homolog. Zur Überprüfung dieser Aussage liegt bisher noch nicht genügend Tonbandmaterial vor. Gegen Ende der Begattung bekommt das Hitzegrollen einen zunehmenden Staccato-Charakter und überlagert sich u. a. mit Fauchen, bis es dann ganz in solche Lautformen umschlägt. Der Paarungausgang bei Tigerweibchen weist die gleichen Lautäußerungen auf, ob sie aber auch das Hitzegrollen in der bei (Jaguar), Leopard und Löwe beschriebenen Ausbildung besitzen, ist nach den bisher vorliegenden Beobachtungen nicht klar und scheint eher fraglich. Die strukturelle Beziehung zwischen dem Hitzegrollen und dem Grollen im Zusammenhang agonistischer Verhaltensweisen wurde nicht untersucht, dies bleibt einer späteren Arbeit vorbehalten.

### 5.1.8 Prusten

Das Prusten in seinem charakteristischen Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen rein geräuschhafter Qualität findet sich bei Nebelparder, Schneeleopard, Tiger und Jaguar. Die zwischen ihnen bestehenden Unterschiede in der Struktur dieses Lautes sind Gegenstand folgender Erörterungen. Der gegenüber den anderen Arten auffällige Unterschied in der Häufigkeit, mit der adulte Tiger — zumindest unter den Bedingungen der Gefangenschaftshaltung — diese Lautform gegeneinander oder den Menschen äußern, besteht im Zusammenhang der Jungenaufzucht, wo die Weibchen aller vier Arten recht häufig prusten, nicht so ausgeprägt. An Mauzen gekoppelte Prustlaute treten bei allen vier auf, wenn auch unterschiedlich oft. Hemmer (1966) führt das Prusten auch als dem Leoparden und dem Lö-

wen eigenes Lautelement an. Nach den Beobachtungen und Lautanalysen in dieser Untersuchung ist dies wenig wahrscheinlich, vielmehr stellt diese Aussage eine nicht zulässige Zusammenfassung von Lautformen, die als Prusten gedeutet werden, es ihrer Struktur nach aber nicht sind, dar. Gleiches gilt für Reschke (1966), die auch beim Puma ein Prusten beschreibt.

### 5.1.9 Nieslaut

Der Nieslaut als sehr kurzer, geräuschhafter, explosiver Lautstoß, von dem meist wenige in schneller Folge gereiht sind, kommt nur beim Leoparden vor. Hierauf bezieht sich wahrscheinlich auch Hemmers (1966) Beschreibung des Prustens, im Gegensatz zu diesem sind aber in einer Folge von Nieslauten mehrere separate Einzellautstöße in nicht regelmäßiger Weise und Anzahl gereiht, während das Prusten aus zusammenhängenden Einzellautstößen besteht und einen typischen Aufbau zeigt. Reschke (1960) erwähnt Klopfen, Tembrock (1970) führt es im Rückgriff auf ihre Untersuchungen ebenfalls als Lautäußerung des Leoparden an; hier handelt es sich nach der gegebenen Beschreibung wahrscheinlich um den Nieslaut. Gleiches gilt für das Puffing, das sich bei Schaller (1972) in einer tabellarischen Zusammenstellung findet.

### 5.1.10 Puffing

Damit direkt im Zusammenhang steht das Problem des Puffing beim Löwen, ebenfalls ein sehr kurzer, geräuschhafter Lautstoß, der meist zu einigen in schneller Folge gereiht auftritt. Solange keine lautspektrographische Analyse dieser Lautform vorliegt, ist es nicht möglich zu entscheiden, ob sie strukturell eine eigenständige Ausbildung darstellt oder ob sie auch als Nieslaut einzustufen ist. Schaller (1972) vollzieht mit seiner Verwendung des Terminus Puffing für diese Lautäußerung bei Löwe und Leopard eine Gleichsetzung. Im Rahmen dieser Untersuchung bleibt die begriffliche Trennung zwischen beiden unter Verwendung des von Schaller (1972) beim Löwen eingeführten Terminus Puffing aufrechterhalten, bis aufgrund einer Strukturanalyse dieses Lautes seine Einordnung geklärt ist. Eine weitgehende Ähnlichkeit ist aus dem Höreindruck von Nieslaut und Puffing deutlich[2].

### 5.1.11 Schnurren

Dieses leise, vorwiegend kontinuierlich in in- und exspirativer Atemphase erzeugte Lautelement ließ sich in dieser Untersuchung nur für den Puma bestätigen. Bei weiteren Arten ist sein Vorkommen möglich, Beobachtung und Tonbandaufzeichnung werden aber durch die sehr geringe Intensität des Schnurrens erschwert. Nach Hemmer (1968) schnurren Nebelparder und Irbis ebenfalls in beiden Atemphasen, in einer anderen Veröffentlichung (Hemmer 1966) bezeichnet er es als für den Tiger wahrscheinlich; Jaguar, Leopard und Löwe schnurren nach seinen Angaben nur exspirativ. Schaller (1972) äußert die gleiche Ansicht für Tiger, Leopard und Löwe. Wenn beide Autoren sich teilweise dabei auf Schilderungen anderer Beobachter (u. a. Adamson 1960) oder persönliche Mitteilungen beziehen, so scheint doch nicht gesichert, daß hier bei Verwendung der Bezeichnung „Schnurren" auch jeweils dieselbe

---

[2]) Neuere Lautanalysen haben ergeben, daß sich beide Lautäußerungen strukturell so weitgehend entsprechen, daß eine begriffliche Trennung nicht mehr aufrechtzuerhalten ist.

Lautäußerung gemeint ist, bzw. ob dieser Terminus, etwa im Vergleich mit dem Schnurren der Hauskatze oder z. B. des Geparden, von der Lautstruktur her bei den erwähnten Arten gerechtfertigt ist. Auf die möglichen entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zwischen dem Schnurren und dem Hitzegrollen wurde schon hingewiesen.

#### 5.1.12 Gurren

Diese Lautäußerung findet sich unter den bearbeiteten Arten nur beim Puma, hier erwähnen sie auch Reschke (1960) und Tembrock (1970), ebenso bei der Rohrkatze *(Felis chaus)*, der Hauskatze *(Felis catus)*, dem Serval *(Leptailurus serval)* und dem eurasischen Luchs *(Lynx lynx)*. Das Gurren gehört auch zum Lautrepertoire der afrikanischen Goldkatze *(Profelis aurata)*, der Schwarzfußkatze *(Felis nigripes)* und weiterer Arten (Tonkin pers. Mitt.). Der Puma steht mit der Ausbildung dieser Lautform somit kleineren Felidenarten nahe.

Das Gurren ist von relativ geringer Intensität und rein geräuschhaft und setzt sich aus einer variablen Anzahl sehr kurzer Einzellautstöße und dazwischenliegender Phasen geringerer Amplitude jeweils ziemlich gleichbleibender Dauer zusammen. Häufig ist es an Mauzen (beim Puma auch einen Vogelruf) gekoppelt.

#### 5.1.13 Wah-wah-Laut

Der Wah-wah-Laut ist bisher in seiner Struktur noch nicht geklärt, kommt aber von den untersuchten Arten wiederum nur dem Puma zu. Entsprechende Lautäußerungen besitzen nach bisherigen Beobachtungen die afrikanische und die asiatische Goldkatze *(Profelis aurata, P. temmincki)*, der Karakal *(Caracal caracal)* und der Jaguarundi *(Herpailurus yagouaroundi)* (Tonkin pers. Mitt.). Der Puma schließt sich hierin also ebenfalls eindeutig an kleinere Felidenarten an. Der Wah-wah-Laut ist einheitlich von geringer Intensität und rein geräuschhaft. Er ähnelt im Höreindruck einem einzelnen oder einem aus mehreren Elementen gekoppelten Hechelstoß.

#### 5.1.14 Zusammenfassung

Der Überblick über die Lautrepertoires der einzelnen Arten weist einerseits ein ziemlich einheitliches Bild auf, andererseits lassen sich aber auch deutliche Unterschiede in der Verteilung der einzelnen Lautformen erkennen. Das einzige allen Arten gemeinsame Lautelement — unter der Einschränkung des Untersuchungsansatzes — ist das Mauzen. Eine stark abweichende Zusammensetzung seines Lautinventars zeigt der Puma, bei den übrigen Arten lassen sich jeweils Gruppen mit gemeinsamen und trennenden Merkmalen des Lautrepertoireaufbaus zusammenfassen. Diese Gruppen sind eindeutig gegeneinander abzugrenzen, aber auch jeweils durch in der Merkmalszusammensetzung vermittelnde Arten verbunden. Die genaue Besprechung dieser Unterschiede und Ähnlichkeiten und ihre systematische Bedeutung sind Aufgabe eines anschließenden Abschnitts.

### 5.2 Vergleich der Lautrepertoires der Hybriden

Die Möglichkeiten dieses Vergleichs und desjenigen mit den jeweiligen Elternarten sind begrenzt, weil das Tonbandmaterial für die Hybriden wahrscheinlich nicht alle Lautformen enthält und eigene Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten weitgehend fehlen. Zudem geht es nur auf wenige Individuen zurück und auch der Beobachtungszeitraum ist bei den einzelnen Hybriden wesentlich kürzer als bei

jeder der Arten der Untersuchung. Gerade weil in zoologischen Gärten heute kaum noch Bastarde zwischen den großen Katzenarten gezüchtet werden und von den Tieren, von denen diese Tonbandaufnahmen stammen, nur noch wenige leben, erscheint die Auswertung dieses Materials sinnvoll.

#### 5.2.1 Vergleich der Hybriden untereinander

Alle Aussagen hierzu stehen ebenso wie die im anschließenden Vergleich mit den jeweiligen Elternarten unter dem Vorbehalt, daß es vorerst keine Möglichkeit gibt, in den vorhandenen Tonbandaufnahmen zwischen den Hybriden auftretende Unterschiede durch Beobachtung an lebenden Tieren zu verifizieren oder diese dadurch anderenfalls auf unzureichendes Material zurückzuführen.

##### 5.2.1.1 Hauptruf mit Nachstoßelement

Diese vorwiegend intensive Rufform kommt bei allen drei Hybriden vor (beim Leguar nur durch Beobachtung belegt). Tigon und Leopon bilden sie vornehmlich im Beginn ihrer ansatzweise strukturierten Rufreihen aus, beim Leguar ist sie manchmal einleitender Ruf vor dessen gegliederter Ruffolge und damit in diese strukturell integriert. Bei Tigon und Leopon treten als Abwandlungsformen des Hauptrufes mit Nachstoßelement unter fortschreitender Reduktion des eher klangartigen Anfangsteils und abnehmender Rufdauer — damit Übergewicht des Nachstoßelements — auch Übergangsrufe auf, dies ebenfalls im Zusammenhang ihrer jeweiligen in Ansätzen gegliederten Rufreihe. Bei allen Hybriden kommen Hauptrufe mit Nachstoßelement auch einzeln oder in kurzen, arhythmischen Lautfolgen vor.

##### 5.2.1.2 Nachstoßer

Auch diese Rufform findet sich bei Tigon, Leguar und Leopon, jeweils als Bestandteil der strukturierten (Leguar) bzw. ansatzweise gegliederten (Tigon, Leopon) Rufreihe. Beim Tigon ist sie an deren Ende nur bisweilen in wenigen Exemplaren ausgebildet, bei den anderen beiden Hybriden jedoch ihr konstitutiver Bestandteil. Ob auch im Anschluß an einen einzelnen Hauptruf mit Nachstoßelement bei allen Hybriden Nachstoßer ausgebildet sein können, ist nicht sicher.

##### 5.2.1.3 Vorstoßer

Bei Leguar und Leopon ist diese inspirative Lautform geringer Intensität am Rufreihenaufbau beteiligt, zwischen beiden Hybriden bestehen aber Unterschiede in der relativen Lage des Vorstoßers. Beim Leopon findet er sich in der Regel vor einem Nachstoßer oder manchmal auch vor einem Hauptruf mit Nachstoßelement, er wird also in der einatmenden Phase vor dem anschließenden, intensiveren Lautelement erzeugt. Die Vorstoßer des Leguars dagegen schließen sich an den vorhergehenden Nachstoßer im Rufreihenverlauf an, sind häufig auch direkt an diesen gekoppelt. Sie entstehen also in der einatmenden Phase im Anschluß an den intensiveren, exspirativen Nachstoßer. Selten kommt auch beim Leopon zusätzlich zum Vorstoßer vor dem Nachstoßer noch ein weiterer im Anschluß daran vor. Ist der Vorstoßer beim Leguar zwischen zwei Nachstoßern ausgebildet, so zeigt er dennoch immer deutliche Anlehnung an den vorhergehenden Laut. Bei beiden Hybriden sind Vorstoßer und in der dazugehörigen exspirativen Atemphase erzeugter Nachstoßer als Laut-Einheit anzusehen.

#### 5.2.1.4 Rufreihe/strukturierte Rufreihe

Von einer strukturierten Rufreihe ist als regelmäßig „arttypisch" aufgebauter Lautgestalt mit voller Berechtigung nach dem vorliegenden Material und den Beobachtungen nur beim Leguar zu sprechen. Tigon und Leopon haben Ruffolgen, die deutliche Ansätze einer Ausbildung in dieser Richtung hinsichtlich der sie zusammensetzenden Einzelrufformen, ihrer Abfolge, der Veränderung der Ruf- und Pausenlängen im Verlauf der Rufreihe sowie ihrer internen Intensitätsverteilung aufweisen; dies ist beim Leopon deutlicher als beim Tigon. Bei allen Hybriden bildet die jeweilige Rufreihe die vorherrschende, intensive Lautäußerung. Sie können aber auch alle in den Rufreihen auftretenden Rufformen in Lautfolgen arhythmischen und unregelmäßigen Aufbaus reihen.

### 5.2.2 Vergleich mit den Lautrepertoires der jeweiligen Elternarten

Bisher sind Untersuchungen mit Angaben zur Lautgebung von Hybriden im wesentlichen auf Orthoptera (z. B. Hörmann-Heck 1957, Perdeck 1958), Anura (Bogert 1960) und Aves (z. B. Hinde 1956, Lade and Thorpe 1964) beschränkt. Trotz allgemein großer Variabilität in der Merkmalsausprägung ist diese im Vergleich zu den Elternarten doch meist intermediär, Tembrock (1966) vermutet bei einem Gnubastard eine eher matrokline Vererbung.

#### 5.2.2.1 Vergleich Tigon mit Tiger und Löwe

Soweit das Lautrepertoire des Tigons überhaupt erfaßt ist, zeigt sich, daß die intensive Rufform der beiden Elternarten, der Hauptruf mit Nachstoßelement, auch bei ihren Hybriden ausgebildet ist. Wie beim Löwen (und Tiger) können auch leisere Rufe ein Nachstoßelement aufweisen, dabei ist dann der relative Anteil der beiden unterschiedlich strukturierten Lautteile sehr variabel. Wie beim Löwen fehlt wahrscheinlich der intensive mauzartige Hauptruf. Nachstoßer hat der Tigon ebenfalls nur mit der Elternart Löwe gemeinsam, sie sind bei ihm allerdings relativ selten. Die ansatzweise strukturierte Rufreihe des Tigons zeigt in ihrem Aufbau deutliche Anklänge an die Ausbildung der strukturierten Rufreihe des Löwen. Unklar ist, ob diesem Hybriden Mauzlaute fehlen, in den Tonbandaufnahmen sind sie nicht belegt. Wahrscheinlich sind sie relativ selten. Leyhausen (1950) betont in seiner speziellen Untersuchung ausdrücklich, daß Tigons das Prusten nicht ausbilden. Ohne auf die Strukturmerkmale der Rufformen des Tigons einzugehen, zeigt sich in der Zusammensetzung seines Lautrepertoires eine engere Beziehung zur mütterlichen Elternart, dem Löwen. Die Elternarten unterscheiden sich ganz wesentlich im Fehlen von Nachstoßer und strukturierter Rufreihe beim Tiger, beide sind zumindest in Ansätzen beim Tigon vorhanden. Die Spekulation über die Ausbildung weiterer Lautformen einer der Elternarten bei diesen Hybriden ist so lange wenig sinnvoll, wie keine weitere Gelegenheit besteht, an den Tieren spezielle Beobachtungen durchzuführen.

#### 5.2.2.2 Vergleich Leguar mit Leopard und Jaguar

Es ist noch einmal zu betonen, daß alle Aussagen bei diesen Hybriden auf ein einziges Tier zurückgehen; dies könnte angesichts der bei den anderen Bastarden bestehenden erheblichen interindividuellen Varianz im Lautgebungsverhalten schon von Bedeutung sein. Im Beobachtungszeitraum ließen sich die bei beiden Elternarten vorhandenen Mauzer und Hauptrufe beim Leguar nicht feststellen. Der Haupt-

ruf mit Nachstoßelement ist wie bei Jaguar und Leopard bisweilen als einleitender Ruf einer strukturierten Rufreihe ausgebildet, beim Leguar aber wohl ähnlich selten wie auch bei der Elternart Leopard. Nachstoßer bilden bei diesem Hybriden ebenso wie bei beiden Elternarten das wesentliche Element der Rufreihenzusammensetzung. In ihr treten mit einer Regelmäßigkeit und relativen Intensität, die dem Leoparden nahekommt, Vorstoßer auf. Andererseits entspricht die Anordnung dieser Rufform zum dazugehörigen exspirativen Nachstoßer der in den Rufreihen des Jaguars — Vorstoßer sind an den vorhergehenden Nachstoßer anschließend ausgebildet, oft direkt an diesen gekoppelt.

Die strukturierte Rufreihe ist beim Leguar wie bei beiden Elternarten die vorherrschende intensive Lautäußerung; sie steht in ihrem Aufbau (Einzelrufzusammensetzung und -anzahl, Rhythmusbild mit alternierender Rufabfolge) der Rufreihe des Leoparden näher, von der Schnelligkeit des Rhythmus eher der des Jaguars. Prusten wie beim Jaguar oder Nieslaut wie beim Leoparden oder eine ähnliche Lautäußerung waren beim Leguar nicht festzustellen. Dieser Hybride zeigt in der Ausbildung seiner Lautgebung einerseits deutliche Anlehnung an die väterliche Elternart, den Leoparden, ist in weiteren Merkmalen eher intermediär, in anderen aber auch deutlich dem Jaguar angenähert.

5.2.2.3 Vergleich Leopon mit Leopard und Löwe

Wieder ist das Mauzen als beiden Elternarten eigene Lautform nicht belegt, es fehlt auch der intensive Hauptruf, wie der Leopard ihn besitzt. Als vorwiegend intensiver Ruf ist der Hauptruf mit Nachstoßelement beim Leopon wie bei Leopard und Löwe ausgebildet, entsprechend vor allen Dingen der letzten Elternart können aber auch leisere Rufe ein Nachstoßelement aufweisen. Nachstoßer sind wie bei beiden Elternarten eine Rufform im Zusammenhang der Rufreihe, können aber auch einzeln auf einen Hauptruf mit Nachstoßelement folgen. Ein weiteres Element der Rufreihenzusammensetzung beim Leopon sind Vorstoßer; diese Rufform ist in ihrer regelmäßigen Ausbildung und relativen Intensität leopardenmäßig, ihre Anordnung im Zusammenhang mit dem anschließenden Nachstoßer entspricht der, wie sie Löwe und Leopard gemeinsam eigen ist. Vorstoßer vor einem Hauptruf mit Nachstoßelement finden sich nur bei den Hybriden, ebenso vor Übergangsrufen; die Ausbildung dieser Abwandlungsform des Hauptrufes mit Nachstoßelement ist löwenmäßig. In seltenen Fällen ist vor und nach einem Nachstoßer je ein Vorstoßer gekoppelt, was bisher von keiner der beiden Elternart bekannt ist. Die Rufreihe ist die vorherrschende intensive Lautäußerung der Leopons, sie ist nicht ganz regelmäßig in ihrem Aufbau, zeigt aber deutliche Ansätze zur Strukturierung hinsichtlich der an ihrer Zusammensetzung beteiligten Rufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Veränderung der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf. Die Anzahl der Einzelrufe ist relativ gering wie beim Leoparden, von ihrer Zusammensetzung und dem Intensitätsverlauf entsprechen die Rufreihen alter Leopons mehr denen des Löwen; jüngere, aber schon adulte Tiere rufen bisweilen auch nahezu rein leopardenmäßig[3]. Weder der Nieslaut des Leoparden noch das Puffing des Löwen oder eine ähnliche Lautform findet sich im vorhandenen Tonbandmaterial für den

---

[3]) Tonbandaufnahmen von Rufserien der Leopons, die nach Abschluß des Manuskripts aufgezeichnet wurden, zeigen, daß auch in höherem Alter eher löwen- und leopardenmäßige Serien auftreten.

Leopon belegt. Weibliche Leopons äußern in der Rolligkeit ein in- und exspirativ erzeugtes Hitzegrollen entsprechend beiden Elternarten, über die Lautäußerungen von Männchen und Weibchen während der Paarung ist keine Aussage möglich.

Insgesamt ergibt sich für den Leopon eine intermediäre Zusammensetzung des Lautrepertoires. Vereinzelt können Lautelemente auch in einer Anordnung auftreten, die bisher von keiner der beiden Elternarten bekannt ist. Im Verlauf der Entwicklung verändern sich Merkmale der Lautgebung auch noch nach der Geschlechtsreife, so daß in einzelnen in verschiedenem Alter eine größere Ähnlichkeit zu der einen und später der anderen Elternart zu beobachten ist.

### 5.2.3 Zusammenfassung

Alle Hybriden haben einander recht ähnliche Lautrepertoires, sie erscheinen gegenüber den der jeweiligen Elternarten in der Anzahl ihrer Elemente reduziert; die zweite Aussage ist aber angesichts des mit ziemlicher Sicherheit nicht vollständigen Tonbandmaterials zu relativieren. Die vorherrschende Lautäußerung ist jeweils eine intensive Rufreihe, beim Leguar regelmäßig strukturiert, bei Tigon und besonders Leopon mit deutlichen Ansätzen in diese Richtung. Während die jeweiligen Elternarten von Leguar und Leopon beide strukturierte Rufreihen ausbilden, ist es beim Tigon nur die mütterliche, der Löwe, der Tiger besitzt nur arhythmische Ruffolgen. Innerhalb der Rufreihen der Hybriden treten die Einzelrufformen auf, die auch bei einer oder beiden Elternarten an deren Aufbau beteiligt sind. Die Rufreihenausprägung weist außer beim Tigon — hier können ja nur bei Ansätzen zu einer regelmäßigen Ausbildung löwenmäßige Elemente eingehen — insgesamt intermediären Charakter auf, läßt jedoch auch teilweise wechselnde vorherrschende Anlehnung an eine der beiden Elternarten erkennen.

Das durchgehende Fehlen von Mauzern bei allen drei Hybriden dürfte auf die begrenzte Materialsammlung zurückzuführen sein, wahrscheinlich sind diese Laute auch recht selten. Gleiches gilt für die intensiven Hauptrufe, die mit den Mauzern ein Lautkontinuum bilden und ja bei allen Elternarten außer beim Löwen ausgebildet sind. Die laute Rufform aller Hybriden ist entsprechend ihren jeweiligen Elternarten der Hauptruf mit Nachstoßelement, meist im Zusammenhang der Rufreihe; beim Leguar ist er wohl ähnlich selten wie beim Leoparden. Bei allen drei Hybriden finden sich Nachstoßer als Elemente der Rufreihenzusammensetzung, beim Tigon allerdings nur vereinzelt. Bei allen Elternarten außer dem Tiger, der sie nicht besitzt, bildet diese Rufform ebenfalls einen entsprechenden Bestandteil des Rufserienaufbaus. Vorstoßer als weiteres Lautelement innerhalb der Rufreihe finden sich nur bei den Hybriden, bei denen der Leopard als eine der Elternarten beteiligt ist, nämlich Leopon und Leguar, allerdings in unterschiedlicher Orientierung zum dazugehörigen, in der gekoppelten Exspirationsphase erzeugten Nachstoßer — beim Leopon in der Regel davor, beim Leguar daran anschließend. Spezifische Lautformen im Zusammenhang der Kopula sind nur bei weiblichen Leopons belegt, deren Hitzegrollen in seiner Ausbildung dem beider Elternarten entspricht. Für keinen der drei Hybriden ist einer der Laute aus der Gruppe Prusten/Nieslaut/Puffing — in Anlehnung an die jeweiligen Elternarten — nachgewiesen. Ob dies auf die Seltenheit und/oder geringe Intensität dieser Laute, die eine Beobachtung erschwert haben könnte, zurückzuführen ist oder sie wirklich fehlen, ist nicht zu entscheiden. Zumindest für den Leopon sind Nieslaut des Leoparden und Puffing des Löwen als Grundlage von den beiden Elternarten her strukturell sehr ähnlich, bei den anderen

Hybriden bestehen hier jedoch größere Unterschiede zwischen den betreffenden Lautformen der jeweiligen Elternarten.

Zwar weisen alle Bastarde in ihrer Lautgebung im Vergleich mit den jeweiligen Elternarten insgesamt intermediäre Merkmalsausprägungen und -zusammensetzung auf, jedoch mit im Einzelmerkmal häufig deutlicherer Anlehnung an eine der beiden. Dies kann wie z. B. in der strukturierten Rufreihe des Leguars in verschiedenen Struktureigenschaften derselben Lautform (hier Vorstoßer) einmal die eine und in einer weiteren die andere sein. Nur beim Leopon sind bisweilen Lautelemente in einer gegenseitigen Anordnung ausgebildet, die von keiner der beiden Elternarten bisher bekannt ist.

### 5.3 Vergleich des Ablaufs der Ontogenese der Lautgebung bei den einzelnen Arten unter Einschluß des Leopons

Der Vergleich der Lautrepertoires der einzelnen Arten im Verlauf ihrer jeweiligen Ontogenese erfolgt „horizontal", innerhalb einer Altersklasse alle Arten übergreifend, soweit Belegmaterial vorhanden ist, in der Zusammenfassung findet sich dann ein „vertikaler" Vergleich der Stimmentwicklungen. Berücksichtigt sind nur die Lautformen, die lautspektrographisch erfaßt oder zumindest durch Beobachtungen bestätigt sind. Wegen des unterschiedlichen Umfangs des bei den einzelnen Arten vorliegenden Materials und seiner teilweisen Diskontinuität im Entwicklungsablauf werden sich in den anschließenden Ausführungen einige Lücken ergeben. Der Leopon ist nur in der Altersklasse IV aufgeführt, da nur hier Tonbandaufnahmen vorhanden sind.

Die Aufgabe dieser Untersuchung kann es von ihrem Ansatz her nur sein, einen Vergleich strukturell eindeutig definierter und nachgewiesener Lautformen vorzunehmen. Eine Zusammenstellung zum hypothetischen Verlauf der Stimmentwicklung aller Arten schließt sich an.

#### 5.3.1 Altersklasse I

In den ersten Lebenstagen besitzen alle Arten nur eine vorwiegend intensive Rufform, das geräuschhafte Quärren, für Nebelparder und Irbis ist wegen fehlender Beobachtungen noch keine Aussage möglich. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich unter Säugern um ein sehr weit verbreitetes Merkmal, denn auch beim Menschen ist das Schreien die vorherrschende Lautäußerung der ersten Lebenswochen (Wolff 1969). Nach den bisherigen Beobachtungen durchläuft das Quärren auch innerhalb der Altersklasse noch Veränderungen, und wohl mit der dritten Lebenswoche, vielleicht auch schon früher, ist als weitere Lautform das Mauzen ausgebildet. (Der Vogelruf des Pumas ist mit in das Lautkontinuum Mauzer einbezogen). Weiteres Tonbandmaterial mit einer kontinuierlich belegten Stimmentwicklung in dieser Alterstufe bei mehreren Arten wird zeigen, wie weit die bisherige Abgrenzung der Altersklasse I auf die ersten drei Lebenswochen aufrechterhalten bleiben kann.

#### 5.3.2 Altersklasse II

Das Quärren bleibt als vorwiegend intensive Rufform geräuschhaften Charakters erhalten und ist bei Nebelparder, Tiger, Jaguar und Leopard belegt, für den Irbis fehlen in diesem Alter jegliche Beobachtungen; bei Puma und Löwe läßt dieses Lautelement sich nicht weiter bestätigen. Als neue Lautform von klangartiger Qua-

lität und geringer Lautstärke tritt jetzt durchgehend das Mauzen auf, für den Jaguar fehlt hierzu Material. Das Mauzen des Löwen ist im Gegensatz zu den übrigen Arten eher spektral und kommt auch in lauten Formen vor. Quärren und Mauzen bilden miteinander eine große Vielfalt von Misch- und Übergangsformen. Die Beziehung dieser beiden Rufformen bzw. ihre gegenseitige mögliche Ableitung werden auf der Grundlage eines umfangreicheren Materials Gegenstand einer weiteren Untersuchung sein. Sicher ist, daß der Intensitätsunterschied zwischen beiden auch Einfluß auf die jeweiligen Strukturmerkmale hat. Dies wird besonders deutlich in Rufen, innerhalb derer mit wechselnder Intensität ein mauzartiger Aufbau in den leiseren Phasen und eine Quärr-Struktur in den lauten Phasen parallel einhergeht. Welche anderen Faktoren und in welchem Maße an der Entstehung des Mauzens ungefähr in der dritten Lebenswoche beteiligt sind und im weiteren Verlauf der Stimmentwicklung seinen charakteristischen Strukturunterschied zum Quärren bedingen, ist vorerst nicht zu entscheiden.

#### 5.3.3 Altersklasse III

In dieser Altersklasse ist das Mauzen bei allen Arten der Untersuchung nachgewiesen, es bleibt eine klangartige Rufform geringer Lautstärke, beim Löwen kommen auch relativ intensive Formen vor, ebenso Mauzer mit weitgehend spektraler Frequenzverteilung. Das weiterhin intensive, geräuschhafte Quärren findet sich nur noch bei Tiger und Jaguar belegt, ebenso auch beim Irbis, dessen vorhergehende Stimmentwicklung nicht bekannt ist. Bei diesen Arten gibt es jeweils vielfältige Zwischenformen beider Laute, auch hier ist eine intensitätsabhängige Beziehung zu beobachten. Gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres tritt — bisher nur für den Tiger bestätigt — als weitere Rufform der intensive Hauptruf auf. Er läßt vom Lautcharakter deutliche Anlehnung an Mauzer erkennen. Ob und eventuell wie er aber direkt aus diesen abzuleiten ist und welche Faktoren diese Entwicklung — neben einer Intensitätssteigerung — bestimmen, ist anhand des vorliegenden Materials nicht gesichert zu klären.

#### 5.3.4 Altersklasse IV

Das zweite Lebenshalbjahr ist bei den einzelnen Arten in ihren Lautäußerungen bisher nur unzulänglich erfaßt, so daß der vergleichende Überblick ziemlich lückenhaft bleiben muß. Nach den bisherigen Beobachtungen nimmt allerdings auch die allgemeine Ruffreudigkeit der Jungtiere in diesem Alter gegenüber den vorhergehenden Entwicklungsstadien ab. Das zunehmend dunklere Mauzen (incl. Vogelruf) ist bei Puma, Nebelparder, Tiger und Löwe belegt, ebenso bildet es der Leopon aus (nur in dieser Altersklasse ist Tonbandmaterial mit Stimmäußerungen von Jungen dieser Hybriden vorhanden). Sie besitzen zudem die intensiven Hauptrufe, die wiederum deutliche Zusammenhänge mit dem Mauzen aufweisen. Der Hauptruf ist bei keiner der Arten dieser Untersuchung in der Altersklasse IV aufgezeichnet worden. Erstmals tritt in diesem Entwicklungsabschnitt eine weitere vorwiegend intensive Rufform, der Hauptruf mit Nachstoßelement, auf; sie ist bisher bei Tiger und Löwe ungefähr mit dem zehnten Lebensmonat nachgewiesen. Obwohl auch diese Rufe mit ihrem mauzartigen Charakter Verbindungen zum Lautkontinuum Mauzen — Hauptruf erkennen lassen, stellt das interne Nachstoßelement als zweite Rufhälfte einen strukturellen Neuerwerb dar, der sie deutlich von den beiden anderen unterscheidet. Der Löwe bildet wahrscheinlich auch während seiner Jugendentwicklung keine Hauptrufe aus.

### 5.3.5 Altersklasse V

In dieser Altersstufe gilt die gleiche Einschränkung wie in der vorhergehenden; das Tonbandmaterial ist für einige Arten recht spärlich oder fehlt ganz, nicht zuletzt auch deshalb, weil die heranwachsenden Tiere zunehmend weniger lautgebungsfreudig sind. Wie weit es sich bei dieser Beobachtung um eine gefangenschaftsbedingte Erscheinung handelt, ist nicht abzuschätzen. Es ist nicht auszuschließen, daß hier eine stammesgeschichtliche Anpassung mit Schutzfunktion für die heranwachsenden Tiere vorliegt, die noch nicht geschlechtsreif und sozial „vollwertig", aber bei einigen Arten schon weitgehend selbständig sind.

Das Mauzen als leise, klangartige Lautäußerung ist bei allen Arten außer beim Löwen und Puma mit Tonbandaufnahmen belegt, bei diesen beiden jedoch auch durch Beobachtungen gesichert. Der intensive Hauptruf findet sich beim Schneeleoparden und wurde auch beim Tiger festgestellt, bei weiteren Arten fehlen Beobachtungen. Den vorwiegend intensiven Hauptruf mit Nachstoßelement bilden Jaguar, Tiger und Löwe aus, bei den beiden letztgenannten Arten konnte er aber nicht auf Tonband aufgezeichnet werden, für Leopard und (Nebelparder) liegen hierzu keine Bestätigungen vor. Ein weiteres Lautelement geringer Intensität, das erstmals in dieser Altersstufe ausgebildet ist, ist der separate Nachstoßer, der bisher nur beim Jaguar mit Tonbandaufnahmen belegt ist. Er ist als eigenständige Rufform in Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet und strukturell eindeutig definiert. Die Ableitung des separaten Nachstoßers und seiner spezifischen Strukturmerkmale sind Gegenstand anschließender Erörterungen, soweit sich diese Zusammenhänge im Augenblick erschließen lassen. Die Ausbildung dieser Rufform ist auch ontogenetisch als eine Voraussetzung für die Entstehung der strukturierten Rufreihen bei Jaguar, Leopard und Löwe, die sich zu einem wesentlichen Teil aus Nachstoßern zusammensetzen, anzusehen. Auf die strukturelle Beziehung zwischen dem separaten Nachstoßer und dem Nachstoßer als Element der gegliederten, rhythmischen Rufserie wird im folgenden eingegangen. Die strukturierte Rufreihe tritt wahrscheinlich in voller Ausbildung nicht vor dem dritten Lebensjahr auf, beim Löwen vielleicht noch später. Vorstoßer, als obligatorische Lautfom vornehmlich beim Leoparden, sind wohl nicht vor Ablauf des zweiten Lebensjahres ausgebildet.

### 5.3.6 Weitere Lautelemente im Verlauf der Ontogenese

Die Lautäußerungen, die bei den jeweiligen Arten nur vereinzelt im Verlauf der Stimmentwicklung beobachtet werden konnten, allerdings wohl auch keine großen strukturellen Veränderungen durchlaufen, seien hier zusammenfassend besprochen. Da ist einmal die Gruppe der Laute Gurren (Puma), Prusten (Nebelparder, Irbis, Tiger, Jaguar), Nieslaut (Leopard) und Puffing (Löwe); nur bei Nebelparder und Tiger sind hier bisher lautspektrographische Analysen der Laute der Jungtiere möglich. Soweit nach dem vorhandenen Material eine Aussage zulässig ist, macht das Prusten im Verlauf der Ontogenese beim Nebelparder nur einen geringfügigen Wandel in seinem Aufbau durch. Beim Tiger treten hierin strukturelle Verschiebungen auf, die an anderer Stelle behandelt sind. Für die jeweiligen Lautelemente der anderen Arten ist eine relative Konstanz ihres Aufbaus während der Jugendentwicklung wahrscheinlich, strukturelle Veränderungen sind allerdings nicht ausgeschlossen.

Der Klärung der Frage, wann diese Lautformen bei den einzelnen Arten im Ver-

lauf der Entwicklung auftreten, steht im wesentlichen ihre sehr geringe Intensität entgegen, die es bei jungen Tieren wohl unmöglich macht, einige von ihnen über eine Entfernung von mehr als ca. 0,5 m wahrzunehmen. Es erscheint möglich, daß die jeweiligen Laute bei allen Arten schon im Verlauf der Altersklasse I entwickelt sind, vielleicht nach der Öffnung der Augen; interspezifische Unterschiede in ihrer Häufigkeit in diesen frühen und späteren Entwicklungsstadien sind sicher vorhanden.

Das Schnurren ist nur bei jungen Pumas belegt, auch hier ließ es sich erst recht spät im Verlauf der Jugendentwicklung erstmals eindeutig feststellen; der wesentliche Grund dafür dürfte wiederum in der sehr geringen Intensität dieser Lautäußerung zu sehen sein. Sie ist wahrscheinlich schon sehr früh im Verlauf der Ontogenese ausgebildet, ob sie aber auch den anderen Arten dieser Untersuchung — zumindest im Jugendstadium — zukommt, ist nicht geklärt. Ewer (1973) meint, die Jungen schnurrten beim Saugen und dieses Merkmal sei „. . . common amongst the Felidae" (S. 333). Zur Klärung dieses Sachverhalts sind weitere, eingehende Untersuchungen vorgesehen.

Der Wah-wah-Laut als nur dem Puma unter den Arten dieser Arbeit eigene Lautäußerung ließ sich bei Jungtieren bisher nicht beobachten, was ebenfalls auch auf seiner geringen Intensität beruhen könnte, wiederholt äußerten ihn jedoch subadulte Tiere.

Die strukturierten Rufreihen bei Jaguar, Leopard und Löwe sind in ihrer vollen arttypischen Ausbildung wohl bei Männchen und Weibchen nicht vor der Geschlechtsreife vorhanden. Alle Lautfolgen jüngerer Tiere sind unregelmäßig und arhythmisch in ihrem Aufbau, auch wenn sie ab dem zweiten Lebensjahr schon die Rufformen enthalten, aus denen sich bei den adulten Tieren die strukturierten Rufreihen zusammensetzen. Beim Löwen treten schon recht früh Ansätze in dieser Richtung auf, wenn sich die Jungtiere am Chorgebrüll der Alttiere beteiligen. Ob hierin Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen bestehen, ist nicht gesichert; allgemein erscheinen aber männliche Jungtiere aller untersuchten Arten in diesem Alter etwas ruffreudiger als die weiblichen.

Die speziellen Lautformen im Zusammenhang der Kopula und in der Rolligkeit der Weibchen (Hitzegrollen) sind erst mit der Geschlechtsreife ausgebildet, die beiden Komponenten des zusammengesetzten Rolligkeitslauts der Pumaweibchen als Einzellaute schon vorher, treten aber erst dann in dieser gekoppelten Form auf.

### 5.3.7 Zusammenfassung

Trotz einiger Einschränkungen wegen der nicht bei allen Arten vollständig belegten Stimmentwicklung lassen sich aus dem vorhandenen Material doch einige allgemein vergleichende Aussagen ableiten.

Im ersten Lebenshalbjahr besteht bei allen Arten eine große Einheitlichkeit in den rufartigen Lautformen. In den ersten Lebenstagen besitzen alle nur eine Rufform, das Quärren. Dieses ist wahrscheinlich auch das einzige Lautelement, das im Verlauf der weiteren Entwicklung wieder verlorengeht, bei den einzelnen Arten wohl in einem unterschiedlichen Alter. Mauzer, die ja auch gemeinsamer Bestandteil der Lautrepertoires der adulten Tiere sind, sind schon frühzeitig ausgebildet, so um die dritte Lebenswoche. Die Laute der Gruppe Gurren (Puma), Prusten (Nebelparder, Irbis, Tiger, Jaguar), Nieslaut (Leopard) und Puffing (Löwe) sind eventuell schon während der ersten Lebenswochen vorhanden und machen bei einigen Arten im weiteren Verlauf der Entwicklung nur noch geringfügige strukturelle Veränderun-

gen durch. Gleiches gilt für das Schnurren des Pumas und eventuell weiterer Arten. Ab der Altersklasse III/IV tritt neben das Mauzen mindestens eine neue, intensive Rufform an die Stelle des Quärrens oder intensiver Mauzer; dies ist bei Tiger und Löwe durch Tonbandaufzeichnungen belegt, bei den anderen Arten fehlen bisher entsprechende Aufnahmen und Beobachtungen. Die rufartigen Lautformen sinken im ersten Lebenshalbjahr — auch später noch, wenn auch weniger deutlich — fortschreitend in ihrer Tonhöhe ab. Wahrscheinlich findet während der ersten Wochen nach der Geburt ein Anstieg hierin statt (s. Abb. 323), erst danach erfolgt der Abfall. Dieser ist bei den einzelnen Arten verschieden, sowohl was den durchlaufenden Tonhöhenwechsel als auch den zeitlichen Verlauf dieser Veränderung angeht. Die verschiedenen Rufformen gleichaltriger Jungtiere derselben Art haben in der Regel zumindest die Lage der Frequenzanteile mit der größten Amplitude im Rufaufbau gemeinsam. Hierin bisweilen auftretende Unterschiede sind anhand des augenblicklich vorhandenen Tonbandmaterials nicht zu deuten. Nach den bisherigen Auswertungen scheinen unter gleichaltrigen Jungtieren die Männchen Rufe geringerer Tonhöhe als die Weibchen auszubilden. Bei weitgehend gleicher Frequenzzusammensetzung der Rufe in beiden Geschlechtern ist dies auf eine unterschiedliche relative Intensitätsverteilung innerhalb ihres Aufbaus zurückzuführen. Derartige Unterschiede dürften im wesentlichen durch Größenunterschiede der Jungtiere mit bedingt sein.

Im Hinblick auf das Lautrepertoire der adulten Tiere ist es ziemlich wahrscheinlich, daß bei allen Arten mit dem Erreichen des zweiten Lebensjahres die meisten Laute ausgebildet sind. Es wird in weiteren Beobachtungen und Analysen zu überprüfen sein, ob später nur noch diejenigen Lautelemente neu auftreten, die direkt im Zusammenhang mit dem Paarungsablauf der Tiere stehen (Hitzegrollen u. a.). Für den Puma und den Nebelparder liegen in den entsprechenden Altersstufen nicht genügend Aufnahmen und Beobachtungen vor, um entscheiden zu können, ab wann bei der ersten Art der Hauptruf und bei der zweiten der Hauptruf mit Nachstoßelement auftritt. Eine deutliche Ausnahme von dem vorher geschilderten Entwicklungsgang bilden die Arten Jaguar, Leopard und Löwe mit ihren jeweiligen strukturierten Rufreihen und dem Nachstoßer als deren wesentlichem Bauelement sowie dem Vorstoßer. Der separate Nachstoßer ist als eigenständige Rufform wohl nicht vor der Altersklasse V vorhanden, die strukturierte Rufreihe in ihrem vollen arttypischen Aufbau wohl nicht vor dem dritten Lebensjahr nach Eintritt der Geschlechtsreife, bei männlichen Löwen eventuell noch später. Tembrock (1970) führt in einer tabellarischen Zusammenstellung den Nachstoßer als Lautelement des Löwen schon vor dem fünften Lebensmonat an. Hier ist es aber sehr wahrscheinlich, daß dieser Terminus auf den manchmal explosiv nachgestoßenen Mauzer-Hauptteil im Anschluß an den leisen Anlaut in der zweiteiligen Ausbildung dieser Lautform angewandt wurde. Eine derartig frühe Entstehung des Nachstoßers ist nach allen Befunden der vorliegenden Untersuchung ziemlich sicher auszuschließen. Die Reihenfolge der Ausbildung von (separatem) Nachstoßer und strukturierter Rufreihe im Verlauf der Stimmentwicklung weist auch darauf hin, daß diese Rufform bei den drei Arten sicherlich eine Voraussetzung für die Entstehung der strukturierten Rufserien bildet.

Der spezifische Verlauf der Ontogenese in der Abfolge des Auftretens der einzelnen Lautformen bei den verschiedenen Arten und die Unterschiede in den Repertoires der Jungtiere sind Gegenstand anschließender Erörterungen, ebenso ein Struk-

turvergleich der Lautelemente und ihre Veränderung im Entwicklungsablauf. Ein von den übrigen Arten in dieser Untersuchung deutlich abweichender Verlauf der Ontogenese, wie er z. B. für den Puma in einigen Lautäußerungen möglich erscheint, ist in seinen Zusammenhängen erst anhand noch umfangreicheren Tonbandmaterials auch von weiteren Arten zu klären.

In den wenigen bisher vorliegenden Untersuchungen, die bei Säugern die Ontogenese der Lautgebung mit berücksichtigen (EPPLE 1968, GOSSOW 1970), sind einige Parallelen zu den vorher geschilderten Zusammenhängen bei den Feliden deutlich.

## 6. Homologieuntersuchung

Die Anwendbarkeit der von REMANE (1952) für vergleichend morphologisch-anatomische Untersuchungen aufgestellten Homologiekriterien auf Verhaltensstrukturen behandeln BAERENDS (1958) und WICKLER (1961, 1965, 1967)[4]. Besonders TEMBROCK (1960 a, b, 1962, 1963 a, b, 1967) befaßt sich mit dem Problem der Homologisierung von Lautäußerungen bei Säugern. GOSSOWS (1970) Kritik an den Ausführungen TEMBROCKS (1960 b), in denen dieser praktisch ein auch funktional bestimmtes Lagekriterium für Laute im Zusammenhang von regelmäßigen Verhaltensabläufen einführt, ist berechtigt. Dagegen ist die Aussage GOSSOWS (1970), daß das Lagekriterium *sensu strictu* in der Ethologie gar nicht anwendbar sei, zu weitgehend. Bei Lautäußerungen kann es mit voller Berechtigung dann herangezogen werden, wenn in arttypischer Weise ausgebildete, regelmäßig aus verschiedenen Lautformen zusammengesetzte Lautfolgen („Gestalten") vorliegen, was auch TEMBROCK (1960 b) betont. Die Vorstellungen WURDINGERS (1970), wonach das Lagekriterium auch für die ideale Abfolge von Lauten in einem Ablauf von Handlungsbereitschaft Gültigkeit besitzt, sind ebenso wohl teilweise funktional bestimmt. Das Lagekriterium ist bei den hier untersuchten Feliden nur begrenzt anwendbar, soweit strukturierte Rufreihen ausgebildet sind, die sich aus verschiedenen Einzelrufformen in regelmäßiger Anordnung zusammensetzen. Das Kriterium der speziellen Qualität und das der Verknüpfung durch Zwischenformen sollen hier ausschließlich im Vergleich der Strukturmerkmale von Lautformen gelten, unabhängig vom Funktionszusammenhang, in dem sie auftreten, oder möglichem Kommunikationsgehalt („message") sowie auslösenden Reizen der Lautgebung oder Motivation des lautgebenden Tieres.

Homologiebetrachtungen in der Ethologie können häufig davon ausgehen, daß die verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit der untersuchten Arten durch Befunde aus anderen Forschungsrichtungen weitgehend gesichert ist, wenngleich ihre jeweilige genaue systematische Zuordnung vielleicht noch umstritten ist. In vergleichenden Lautuntersuchungen ist auch bei weitgehender struktureller Ähnlichkeit zwischen Lautformen eine Homologie nur dann wahrscheinlich, wenn sie auf gleiche Weise erzeugt werden (EISENBERG 1974), da nahezu identische Strukturen auf sehr unterschiedliche Art entstehen können. Der spezifische Aufbau z. B. des Gurrens als Folge sehr kurzer Einzelpulse mit kurzen Phasen eines Intensitätsabfalls dazwischen

---

[4]) Nach Abschluß der Untersuchung erschien eine Abhandlung zum Homologieproblem in der Ethologie, die diese Fragen eingehend diskutiert (MEISSNER 1976).

könnte neben einer Lauterzeugung im Kehlkopf u. a. auch dadurch entstehen, daß die Zunge oder die Lippen lauthaft vibrieren. Weil es in einigen Fällen nur sehr schwer möglich ist, bei einem Lautelement den Mechanismus der Erzeugung zu klären (s. Puffing), erscheint es aus methodischen Erwägungen heraus nicht sinnvoll, Homologieuntersuchungen an Lautäußerungen bei Arten zu betreiben, die nicht zumindest derselben Ordnung oder gar Familie angehören. Damit steigt die Wahrscheinlichkeit, daß Laute ähnlicher Struktur bei diesen auch auf gleiche Weise erzeugt werden.

Die Anwendung der Homologiekriterien im Rahmen vergleichender Lautuntersuchungen in dieser vorher geschilderten Form scheint zulässig, selbst wenn man in diesem Zusammenhang so weitgehende Einschränkungen ihrer Gültigkeit voraussetzt, wie Atz (1970) dies allgemein in der Ethologie tut.

Zum dritten Hauptkriterium sind in dieser Untersuchung verschiedene, einander ergänzende Ansätze gegeben: Vergleich der Lautäußerungen desselben Individuums, innerhalb einer Art, interspezifisch und unter Berücksichtigung der Ontogenese, auch dies intra- und interspezifisch vergleichend. Im Rahmen dieser Arbeit steht hierzu noch zusätzlich das Material einiger Hybriden zur Verfügung. Bei der Besprechung der Laute anhand der verschiedenen Homologiekriterien ist es möglich, daß einzelne Lautelemente sich im Vergleich zwischen den Arten mit Hilfe aller drei als einander homolog nachweisen lassen; sie sind dann im Verlauf der anschließenden Darlegungen mehrfach erwähnt. Vor der Einzelbesprechung sei noch einmal darauf hingewiesen, daß die aufgeführten Gesichtspunkte die Homologie zweier Lautäußerungen nicht beweisen können, sondern daß sie in ihrer Vielfalt und Übereinstimmung miteinander eine Homologie sehr wahrscheinlich machen.

### 6.1 Lautformen in der Altersklasse VI (adulte Tiere)

Zuerst sind die Lautformen der verschiedenen Arten und der Hybriden im adulten Stadium auf ihre Homologie hin überprüft. Hier sind die Lautrepertoires am vollständigsten belegt, so daß ein übergreifender Vergleich am ehesten möglich ist; zudem können alle drei Homologiekriterien zur Anwendung gelangen, sie sind anschließend einzeln aufgeführt.

#### 6.1.1 Kriterium der Lage

Die Arten mit einer arttypisch regelmäßig gegliederten Ruffolge sind Jaguar, Leopard und Löwe, von den Hybriden bildet auch der Leguar eine solche aus; nur bedingt können Tigon und Leopon mit ihren ansatzweise strukturierten Rufserien auch hierzu gezählt werden. Bei den drei erwähnten Spezies und dem Leguar zeigen innerhalb der Rufreihen die verschiedenen Einzelrufformen eine charakteristische, gleichbleibende gegenseitige Anordnung und Abfolge. Als einleitender Ruf ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet — beim Löwen (Tigon und Leopon) sind es in der Regel mehrere, beim Leopard und Leguar fehlt er auch oft, weniger häufig beim Jaguar —, eine längere Folge von Nachstoßern (und Vorstoßern) schließt sich an. Nach ihrer relativen gegenseitigen Anordnung innerhalb der strukturierten Rufreihen der einzelnen Arten sind die Hauptrufe mit Nachstoßelement und die Nachstoßer von Jaguar, Leopard, Löwe, Leguar (und Tigon, Leopon) als homolog einzustufen. Gleiches gilt für die Vorstoßer von Leopard, Löwe (und Leopon) einerseits und für dieses Lautelement bei Jaguar und Leguar andererseits.

#### 6.1.2 Kriterium der speziellen Qualität

Der Vergleich der Strukturmerkmale unterliegt den Einschränkungen, die sich in

der Lautanalyse aufgrund der Geräteeigenschaften des VOICEPRINT ergeben und die schon eingangs erwähnt sind. Eine Homologisierung ist nur dort unternommen, wo sie anhand der vorgefundenen Strukturmerkmale als gesichert erscheint. Einige weitere Lautelemente, deren Homologie angesichts ihrer strukturellen Ähnlichkeiten möglich erscheint, sind anschließend mit den Gesichtspunkten, die diese Auffassung unterstützen, aufgeführt. Eine endgültige Entscheidung hierüber wird erst auf der Grundlage eines umfangreicheren Tonbandmaterials und eventuell modifizierter Auswertungsverfahren möglich sein.

6.1.2.1 Vogelruf und Mauzen beim Puma

Beiden Rufformen ist eine Grundstruktur gemeinsam, die im Formantverlauf deutlich wird: ein umgekehrter U-Bogen mit ungefähr zur Rufmitte klappsymmetrischer Ausbildung der beiden Rufhälften. Auf die Abwandlungen des Vogelrufes, die einen hiervon abweichenden Aufbau zeigen, ist später eingegangen. Der Vogelruf zeichnet sich gegenüber dem Mauzer durch den größeren Tonhöhenwechsel innerhalb dieses Formantverlaufs aus, er ist meist auch eher klangartig und setzt sich aus weniger Formanten zusammen. Aus dem Verlauf der Ontogenese und der Struktur der dort ausgebildeten Rufe ist es wahrscheinlich, daß eine vogelrufartige Ausprägung in diesem Lautkontinuum Vogelruf/Mauzen die ursprüngliche ist. Beide Rufformen sind bei demselben Individuum homonom.

6.1.2.2 Hauptruf mit Nachstoßelement

Die Hauptrufe mit Nachstoßelement von (Nebelparder), Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe sowie der Hybriden (beim Leguar nur durch Beobachtungen erschlossen) weisen einheitlich folgende gemeinsame Strukturmerkmale auf: Zweigliederung des Rufes in eine eher klangartige erste Hälfte und einen in seiner Frequenzverteilung überwiegend spektralen zweiten Teil, das Nachstoßelement. Dieses hat, im Lautspektrogramm allerdings mit unterschiedlicher Deutlichkeit ausgeprägt, einen internen rhythmischen Intensitätswechsel zwischen sehr kurzen Phasen größerer und geringerer Amplitude in alternierender Abfolge, beide sind ungefähr jeweils gleich lang. Das Nachstoßelement ist reicher und relativ intensiver in den hohen Frequenzanteilen als der Anfangsteil. Innerhalb dessen haben aber im Verhältnis zu den im gesamten Rufverlauf vorhandenen basalen Anteilen wiederum Frequenzen bis zu einer mittleren Höhe (ca. 3 kHz) eine größere relative Amplitude als im Nachstoßelement, daher auch der hellere Klang des Rufbeginns. Ziemlich einheitlich ist in den Hauptrufen mit Nachstoßelement das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung im Übergang zwischen den beiden unterschiedlich strukturierten Lauthälften ausgebildet; dies bestätigt die Beobachtung, daß mit dem Einsetzen des Nachstoßelements die Luft stoßartig ausgeatmet wird. Unterschiedlich deutlich ist im Nachstoßelement im Bereich zwischen 1—2 kHz ein Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen ausgebildet. Die Anzahl der Einzellautstöße im Nachstoßelement dürfte ebenfalls bei allen Arten ziemlich einheitlich um 10 liegen. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt ergibt sich in der Signifikanz dieses rhythmischen Intensitätswechsels im Nachstoßelement eine Differenzierungsreihe (Nebelparder) — Tiger — Jaguar — Leopard — Löwe, die beiden letztgenannten Arten sind sich darin aber sehr nah. Bei den Hybriden Tigon und Leopon ist die genaue strukturelle Auswertung dieses Merkmals dadurch beeinträchtigt, daß alle Aufnahmen innerhalb von Gebäuden entstanden sind. Außer beim Nebelparder tritt der Hauptruf mit

Nachstoßelement bei keiner Art bei adulten Tieren in Formen auf, die aus zwei oder mehr Einzelrufen gekoppelt sind; dies ist ein einheitliches Merkmal in Abgrenzung gegen andere Rufformen, auch bei denselben Arten. Angesichts dieser Vielzahl struktureller Gemeinsamkeiten sind die Hauptrufe mit Nachstoßelement aller Arten und der Hybriden, die diese Rufform ausbilden, als homolog einzustufen, auch die von (Nebelparder) und Tiger, auf die das Lagekriterium nicht wie bei den anderen Arten und den Hybriden im Zusammenhang der strukturierten bzw. ansatzweise regelmäßig aufgebauten Rufreihen anwendbar ist.

6.1.2.3 Nachstoßer

Zusätzlich zum Lagekriterium angesichts ihrer regelmäßigen Ausbildung innerhalb der strukturierten Rufreihen kann auch das Kriterium der speziellen Qualität zur Überprüfung der Homologieaussage über die Nachstoßer von Jaguar, Leopard, Löwe und der drei Hybriden Tigon, Leopon und Leguar herangezogen werden.

Diese Rufform ist durch mehrere durchgehend einheitliche Strukturmerkmale gekennzeichnet. Als geräuschhafter Laut erstreckt sich ihre Frequenzzusammensetzung über einen großen Bereich, im gesamten Rufverlauf ist der Frequenzaufbau weitgehend gleichbleibend, Einsetzen aller Anteile im Beginn und ihr Abbrechen am Lautende erfolgen jeweils nahezu simultan. Der Laut setzt gleich mit voller Intensität ein, die bis zum Ende erhalten bleibt. Nachstoßer sind in der Regel recht kurze Laute, sie können nicht zu mehreren aneinander gekoppelt werden. Sie weisen einen über die gesamte Ruflänge deutlichen internen rhythmischen Intensitätswechsel zwischen alternierenden sehr kurzen Phasen größerer und geringerer Amplitude ungefähr gleicher Dauer auf. Ebenso wie die Anzahl der intensiveren Einzellautstöße im Nachstoßer für alle Arten ungefähr gleich ist (um 10 in den intensiven Rufen im vollrhythmischen Abschnitt der strukturierten Rufreihe), dürfte auch deren jeweilige Dauer und die der dazwischenliegenden Phasen des Intensitätsabfalls sich zwischenartlich nur geringfügig unterscheiden. Im basalen Bereich sind mit unterschiedlicher Deutlichkeit wenige Formanten mit flachem Bogenverlauf ausgebildet, ansonsten ist die Frequenzverteilung überwiegend spektral. Bei allen Arten findet sich im Bereich zwischen 1 und 2 kHz ein Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen. Nach den bisher vorliegenden Auswertungen ist eine zunehmende Differenzierung der Ausprägung des rhythmischen Intensitätswechsels von Jaguar über Leopard zum Löwen wahrscheinlich, die beiden letztgenannten Arten unterscheiden sich darin aber kaum. In derselben Reihenfolge der Arten nimmt die Deutlichkeit der Ausbildung der basalen Formanten ab, auch hierin mit nur geringen Unterschieden zwischen Leopard und Löwe.

6.1.2.4 Prusten

Das Prusten als Lautäußerung des Nebelparders, des Schneeleoparden, des Tigers und des Jaguars läßt allen Arten gemeinsame Strukturmerkmale erkennen. Es setzt sich aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen mit wahrscheinlich zum Lautende hin zunehmender Dauer und mit in gleicher Richtung steigender Intensität zusammen; die Pulse im zweiten Lautteil sind also länger und intensiver als die im Lautbeginn, diese sind aber deutlicher durch einen Intensitätsabfall voneinander abgesetzt als die abschließenden, die besonders bei Tiger und Jaguar weitgehend verschmelzen. Allgemein ist die rein spektrale Frequenzverteilung und der große Frequenzbereich in der Zusammensetzung dieser geräuschhaften Lautform; ebenso ist

die Anzahl der Einzellautstöße bei allen Arten ziemlich gleich. Ob hierin auftretende geringfügige zwischenartliche Unterschiede signifikant sind, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt der Untersuchung nicht zu entscheiden. Bei allen Arten kommen — wenn auch mit unterschiedlicher Häufigkeit und Deutlichkeit der Ausbildung und Veränderungen während der Ontogenese — Formen des Prustens vor, die eine deutliche Zweigliederung der Einzelpulse in einen basalen und in einen zeitlich etwas nachversetzten höherfrequenten zeigen. Auf einige interspezifische Unterschiede hinsichtlich dieses Merkmals wird an anderer Stelle eingegangen. Gemeinsam ist allen Arten ebenso die Ausbildung von Prusten und Mauzen in einer gekoppelten Lautform, auch dies allerdings wieder mit unterschiedlicher Häufigkeit bei den einzelnen.

6.1.2.5 Strukturbeziehungen einiger anderer Lautformen

Der Nieslaut des Leoparden und das Puffing des Löwen sind, wie schon angedeutet, sehr wahrscheinlich homolog. Bei beiden Lautäußerungen handelt es sich um sehr kurze, separate Einzellautstöße rein geräuschhaften Charakters, die meist zu wenigen in schneller Abfolge (arhythmisch) gereiht sind. Eine endgültige Klärung dieses Problems ist erst nach einer lautspektrographischen Analyse des Puffing möglich, ebenso muß die Art und Weise der Lauterzeugung gesichert sein[5].

Eine gewisse strukturelle Ähnlichkeit besteht zwischen dem Prusten und dem Gurren des Pumas und weiterer Feliden; dieses besteht ebenfalls aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen geräuschhaften Charakters, zwischen denen jeweils ein kurzzeitiger Intensitätsabfall ausgebildet ist. Ebenso wie das Gurren kann auch das Prusten direkt mit Mauzlauten gekoppelt werden. Andererseits bestehen aber auch strukturelle Unterschiede zwischen diesen beiden Lauten: im Gurren des Pumas sind die Einzellautstöße und die Phasen geringerer Amplitude dazwischen jeweils gleich lang, erstere auch von ungefähr gleicher Intensität; hinsichtlich beider Merkmale treten innerhalb des Prustens deutliche Veränderungen auf. Der entscheidende Unterschied zwischen beiden Lautäußerungen liegt jedoch darin, daß das Gurren wohl rein kehlig, das Prusten dagegen mit einer erheblichen nasalen Komponente erzeugt wird. Auf diesen nasalen Anteil bei der Lauterzeugung geht wahrscheinlich die Ausbildung der Lautstöße im oberen Frequenzbereich zurück. Ob zwischen den basalen, kehligen Pulsen im Prusten und den Einzellautstößen, aus denen sich das Gurren aufbaut, ein phylogenetischer Zusammenhang besteht, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt der Untersuchung nicht zu entscheiden.

Die möglichen Beziehungen zwischen dem Schnurren beim Puma und weiteren Feliden und dem Hitzegrollen von (Jaguar), Leopard und Löwe wurden schon erwähnt. Beide Lautäußerungen können weitgehend kontinuierlich in ex- und inspirativer Phase der Atmung erzeugt werden, erstere überwiegt. Eine Homologie ist nicht auszuschließen, die Entscheidung darüber bedarf aber noch weiteren Materials und lautspektrographischer Analysen der Laute bei allen Arten.

Für die Homologie des Nachstoßelements im Hauptruf mit Nachstoßelement und des (separaten) Nachstoßers als eigenständige Rufform ergeben sich mehrere deutliche Hinweise. Der „fry“, der interne rhythmische Intensitätswechsel mit sehr kur-

---

[5]) In einer neueren Untersuchung des Autors, die an anderer Stelle veröffentlicht wird, sind die Strukturanalysen enthalten, die diese Annahme der Homologie beider Lautformen unterstützen.

zen Phasen, ist beiden eigen. Die Anzahl der Einzelpulse sowie ihre jeweilige Dauer und die der dazwischenliegenden Phasen geringerer Amplitude dürfte bei allen Arten für beide ungefähr jeweils gleich sein; ebenso findet sich allgemein in beiden zwischen 1—2 kHz ein Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen.

#### 6.1.3 Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen

Der Versuch des Nachweises einer Homologie von Lautäußerungen anhand von Zwischenformen, die nur von einer Art aufgeführt sind, ist dann unternommen worden, wenn diese Art hierzu die signifikantesten Beispiele liefert; der Nachweis gilt jedoch in jedem Fall für alle Arten, die die betreffenden Lautelemente besitzen. Für einige Lautformen (z. B. Prusten) dürfte die Feststellung Bergmanns (1972) gelten, daß sich nur bei einzelnen Arten im Verlauf der Stammesgeschichte die gesamte Variationsbreite in der Ausbildung eines Lautes erhält, während andere bestimmte (Intensitäts-)Stufen fixiert haben und dabei Teilbereiche des Varianzspektrums der Ausprägung aufgeben. Mit Ausnahme des Löwen, der keinen Hauptruf als intensive Ausbildung des Mauzens besitzt, gilt dies bei den untersuchten Arten nicht für die meisten rufartigen Lautformen, wo alle die volle Variationsbreite der jeweiligen Lautkontinua aufweisen.

##### 6.1.3.1 Verschiedene Vogelrufausprägungen beim Puma

Wie schon wiederholt erwähnt, tritt der Vogelruf beim Puma in vielen Abwandlungen auf, die einen nicht symmetrischen Aufbau beider Lauthälften aufweisen. Er kann zweiteilig mit kurzem, leisen Anlaut und intensiverem Hauptteil ausgebildet sein, ebenso können beide Komponenten ungefähr gleich lang und lautstark sein, der Vogelruf erscheint dann durch eine kurze Pause halbiert. Häufig sind Formen, in denen der Laut in seinem Aufbau weitgehend auf ansteigenden oder abfallenden Anteil des Bogenverlaufs reduziert ist. Alle Ausbildungen sind durch Zwischenformen, die im Tonbandmaterial belegt sind, miteinander verknüpft (s. Abb. 1—6). Sie sind einmal durch Reduktion des vollständigen Rufverlaufs entstanden zu denken, in den zweiteiligen Formen wohl durch sehr kurze Unterbrechung der Lautartikulation. Hier ist allerdings nicht auszuschließen, daß in diesen Phasen doch eine sehr schwache Lauterzeugung stattfindet, die bei der gewählten Aussteuerung unterhalb der Erfassungsgrenze des Lautspektrographen liegt. Ebenso könnten hier beide Reduktionstypen — Reduktion von Lautbeginn oder -ende — sehr schnell aufeinander folgen. Die verschiedenen Ausprägungen des Vogelrufes beim Puma sind als homolog und bei demselben Individuum als homonom anzusehen.

Die vorhergehenden Ausführungen stellen keine Aussage darüber dar, welche der verschiedenen Formen des Vogelrufes stammesgeschichtlich als ursprünglich aufzufassen ist.

##### 6.1.3.2 Vogelruf, Mauzen und Hauptruf beim Puma

Der zusammengesetzte Rolligkeitslaut der weiblichen Pumas zeigt in seinen Mauzkomponenten alle Übergänge von vogelrufartiger über mauz- bis zu hauptrufähnlicher Ausprägung. Im Verlauf der Hitzeperiode variiert die Mauzkomponente stark in ihrer Ausbildung, besonderes bei jüngeren Weibchen. In den ersten Tagen der Rolligkeit weist sie oft einen rein vogelrufmäßigen Aufbau auf (Abb. 18 bis 20), mit zunehmender Intensität der Lautäußerung im weiteren Verlauf der Hitzeperiode geht sie dann über mauzartige (Abb. 21, 22) in hauptrufartige

(Abb. 23—25) Ausbildung über; diese Strukturveränderung ist mit Sicherheit nicht nur intensitätsabhängig. Der Übergang von einem vogelruf- zum hauptrufmäßigen Aufbau ist gekennzeichnet durch eine zunehmend breitere Frequenzzusammensetzung, relatives Übergewicht basaler Anteile und eine fortschreitend spektralere Frequenzverteilung. Ein Vergleich mit den Abbildungen der Lautspektrogramme von Vogelruf (Abb. 1—6), Mauzen (Abb. 7—10) und Hauptruf (Abb. 11—16) verdeutlicht die vorangehenden Ausführungen. Diese Lautelemente sind also angesichts der in der zusammengesetzten Lautform auftretenden Übergänge und Zwischenformen als homolog, bei demselben Individuum als homonom einzustufen.

6.1.3.3 Mauzen und Hauptruf bei weiteren Arten

Mauzer finden sich bei allen Arten dieser Untersuchung, Hauptrufe bilden alle mit Ausnahme des Löwen aus. Die Grundstruktur der Mauzer ist allgemein ein umgekehrter U-Bogen mit unterschiedlicher Überhöhung, deutlich im Formantverlauf. Abwandlungen dieses Aufbaus sind bei den einzelnen Arten unterschiedlich häufig, Mauzer der vorher beschriebenen Form besitzen sie jedoch alle. Der Hauptruf weist in seinem Anfangsteil ebenfalls diesen Bogenverlauf der Formanten auf, am Lautende laufen sie in einen unterschiedlich gedehnten fast geradlinigen Schenkel aus. Zwischen den Arten bestehen deutliche Unterschiede in der Überhöhung des Anfangsbogens gegenüber der zweiten Lauthälfte.

Bei allen Arten der Untersuchung treten Zwischenformen auf, die hinsichtlich dieser Unterschiede im Formantverlauf zwischen Mauzen und dem Hauptruf eine Mittelstellung einnehmen; ebenso gibt es Mauzer mit einem gedehnten, flach auslaufenden Formantaufbau und Hauptrufe mit einem weitgehend symmetrischen Bogenverlauf ohne gedehntes Lautende. Beide Lautformen sind als homolog, beim selben Individuum als homonom einzustufen. In Lautfolgen, in denen Mauzer und Hauptrufe unterschiedlicher Intensität auftreten, ist in einem mittleren Lautstärkenbereich der Übergang zwischen beiden Rufformen in ihrer Aktualgenese zu beobachten.

6.1.3.4 Vorstoßer

Ein struktureller Vergleich der Vorstoßer von Jaguar, Leopard und Löwe sowie der Hybriden Leopon und Leguar ist anhand des bisher gesammelten Tonbandmaterials nur begrenzt möglich. Bei Leopard, Löwe und Leopon ist diese Lautform unter Anwendung des Lagekriteriums angesichts der gegenseitigen Anordnung mit dem Nachstoßer (und der Art ihrer Erzeugung) im Zusammenhang der strukturierten Rufreihen als homolog anzusehen. Gerade von der Lage der Vorstoßer ergibt sich dann aber bei Jaguar und Leguar das Problem, daß diese Rufform hier im Gegensatz zu den beiden vorher genannten Arten und dem Hybriden an einen Nachstoßer anschließend ausgebildet ist. Hier ist der Aufbau beim Leguar als Zwischenform anzusehen, die von der Stellung der Vorstoßer und ihrer relativen Intensität her von den vereinzelt schwach im Verlauf der strukturierten Rufreihe des Jaguars ausgebildeten Vorstoßern zu diesem Lautelement besonders beim Leoparden, aber ebenso bei Löwe und Leopon überleitet. Die Vorstoßer beim Leguar sind noch häufig an den vorhergehenden Nachstoßer gekoppelt, können sich aber auch schon von diesem lösen und sind dann zwischen zwei Nachstoßern mit Anlehnung an den vorhergehenden ausgebildet. Selten findet sich auch beim Leopon neben einem Vorstoßer vor dem Nachstoßer noch ein weiterer an denselben Nachstoßer anschließend.

Diese Ausbildung ist von beiden Elternarten dieser Hybriden bisher nicht bekannt und stellt vielleicht einen Fall dar, wo ein Merkmal einer verwandten Art, hier des Jaguars, bei Hybriden auftritt, wie von LORENZ (1958) in der Gattung *Anas* beschrieben.

Diese Gesichtspunkte deuten darauf hin, daß die Vorstoßer der erwähnten Arten und Hybriden homolog sind; sie werden zudem einheitlich inspirativ erzeugt und stellen somit bei allen die einzige nur inspirativ erzeugte Rufform dar.

Unter strukturellen Gesichtspunkten betrachtet weisen alle Vorstoßer einen internen rhythmischen Intensitätswechsel auf, wenn auch bei den einzelnen Arten unterschiedlich deutlich. Die Frequenzzusammensetzung ist über den gesamten Lautverlauf weitgehend gleichbleibend; aus aufnahmetechnischen Gründen ist dieses Merkmal im Lautspektrogramm oft nicht signifikant. Aus den gleichen Zusammenhängen heraus ist es nicht möglich, eine gesicherte Aussage zur Dauer der Einzellautstöße und der Phasen des Intensitätsabfalls zwischen ihnen sowie ihrer Anzahl im Vorstoßer zu machen. Überlegungen, ob aus der Differenzierung der Vorstoßer Rückschlüsse auf die spezifische Ausbildung der strukturierten Rufreihen bei Jaguar, Leopard und Löwe zulässig sind, sind an anderer Stelle erörtert.

6.1.3.5 Hauptruf unter Einbeziehung der Ausbildung dieser Rufform in der Altersklasse III beim Tiger

Die Hauptrufe der einzelnen Arten haben einen recht unterschiedlichen Aufbau und zeigen auch intraspezifisch einige Varianz. Einen deutlichen Anhaltspunkt zur strukturellen Verwandtschaft dieser Lautelemente geben die Hauptrufe junger Tiger der Altersklasse III.

Große strukturelle Gemeinsamkeiten weisen die Hauptrufe von Puma und Schneeleopard auf mit erheblichem Unterschied in der Tonhöhe zwischen der eher etwas spektral zusammengesetzten ersten Rufhälfte und dem dunkleren, unterschiedlich lang gedehnten, mehr klangartigen zweiten Rufteil; innerhalb des Rufes findet zum Lautende hin eine Intensitätsverlagerung zu tieferen Formanten statt. Bei den anderen Arten, die ebenfalls einen Hauptruf ausbilden, lassen sich kaum so deutliche Veränderungen in der Frequenzzusammensetzung feststellen, der Tonhöhenwechsel in einer Formante während des Rufverlaufs ist meist gering, die Überhöhung des Anfangsbogens gegenüber dem abfallenden Schenkel in der zweiten Lauthälfte ist nicht stark, ebenso findet keine so signifikante Intensitätsverlagerung zwischen Formanten statt. Eine Zwischenstellung zwischen diesen Ausbildungen nehmen die Hauptrufe des Nebelparders ein; die Hauptrufe des Leoparden sind in ihren spezifischen Merkmalen wohl als eine stark abgeleitete Ausbildung anzusehen.

Die Hauptrufe junger Tiger im Alter von ungefähr einem halben Jahr entsprechen strukturell weitgehend denen von Puma und Irbis und zeigen damit zumindest im Verlauf der Ontogenese dieser Art den Übergang zwischen verschiedenen Hauptrufausbildungen (Abb. 243—245). Die Form der Hauptrufe bei Puma und Schneeleopard ist wohl als entwicklungsgeschichtlich ursprünglich anzusehen. In der Ausbildung dieser Rufform wird auch deutlich, daß keine direkte Beziehung zwischen der Körpergröße einer Art und ihren Lautstrukturen, besonders hinsichtlich ihrer Tonhöhe, besteht. Weiteres Tonbandmaterial zur Stimmentwicklung wird es wahrscheinlich ermöglichen, auch abweichend strukturierte Hauptrufe wie die des Leoparden aus ursprünglichen Formen über verknüpfende Ausbildungen abzuleiten.

6.1.3.6 Prusten

Dieser Laut ist schon als von seiner Struktur her homolog bei Nebelparder, Irbis, Tiger und Jaguar beschrieben. Einzelne strukturelle Besonderheiten bei den verschiedenen Arten lassen sich mit Hilfe der Ausbildung dieses Lautes bei den Jungtieren — soweit hierzu bisher Material vorhanden ist — in Zwischenformen überbrücken und untermauern damit die Homologieaussage nach dem Kriterium der speziellen Qualität.

Bei allen Arten treten Ausbildungen des Prustens auf, in denen jeder Einzellautstoß aus jeweils zwei (oder beim Irbis durch „splitting" der basalen Pulse auch mehr), zeitlich geringfügig gegeneinander versetzten Impulsen besteht; der erste basal im Bereich unterhalb 2 kHz in seinen wesentlichen Anteilen, mit relativ hoher Amplitude und deutlich abgegrenzt, der zweite vornehmlich mit Anteilen im höheren Frequenzbereich oberhalb 2 kHz und breiter spektral verwischt. Hierin ergeben sich aber deutliche Unterschiede zwischen den Arten hinsichtlich der relativen Ausbildung der beiden Puls-Komponenten und der relativen Häufigkeit des Auftretens von Prustlauten mit signifikanter Ausprägung beider. Während der geschilderte Aufbau in den Lauten des Nebelparders und des Schneeleoparden die Regel ist, treten beim Tiger und noch häufiger beim Jaguar eher Formen auf, in denen die basalen Pulse weitgehend oder ganz reduziert sind. Bei diesen beiden Arten finden sich damit auch dann im Gegensatz zu Nebelparder und Irbis die intensivsten Frequenzanteile im Lautaufbau vorwiegend im Bereich der höherfrequenten Pulse, die zudem unter Reduktion des zwischen jeweils zweien ausgebildeten kurzfristigen Intensitätsabfalls fortschreitend verschmelzen.

Der Aufbau des Prustens juveniler Nebelparder entspricht in den hier behandelten Merkmalen voll dem adulter Tiere dieser Art. Bei jungen Tigern findet sich das Intensitätsmaximum bis ungefähr zum Ende des vierten Lebensmonats in einem basalen Puls, Anteile in den höherfrequenten sind aber von kaum geringerer Amplitude. Danach treten dann bei etwa halbjährigen Tieren Prustlaute auf, in denen diese höheren Frequenzen die größte Intensität erreichen, die basalen Pulse sind aber in der Regel auch dann noch deutlich ausgebildet. Der genaue zeitliche Ablauf dieser Intensitätsverlagerung ist erst anhand weiteren Materials zur Ontogenese der Lautgebung des Tigers und weiterer Arten abzusichern. Von Prustlauten junger Schneeleoparden und Jaguare liegen bisher keine Aufnahmen in für die Analyse ausreichender Qualität vor, so daß zu ihren Strukturmerkmalen und eventuellen Veränderungen darin während der Stimmentwicklung keine Aussage möglich ist.

Die beschriebenen Strukturmerkmale und ihre Veränderung im Verlauf der Ontogenese geben deutliche Anhaltspunkte für die Hypothese, daß es sich bei den beiden zeitlich gegeneinander geringfügig versetzten Komponenten innerhalb eines Einzellautstoßes im basalen um den Anteil kehliger Lauterzeugung, im höherfrequenten, breiter verwischten um den Anteil nasaler Ausformung des Prustens handelt. Die fortschreitende Reduktion der basalen Anteile von Nebelparder und Schneeleopard über Tiger zum Jaguar mit der Verlagerung des Intensitätsmaximums in der Frequenzzusammensetzung in einen höherfrequenten Puls und deren zunehmende Verschmelzung bestätigen den Höreindruck von einem in der gleichen Richtung fortschreitend nasalerem Charakter des Prustens. Es findet also eine Verlagerung des Hauptgewichts in der Lautausformung von der kehligen/oralen zur nasalen Komponente statt.

Die Ausbildung des Prustens beim Irbis stellt wahrscheinlich eine schon frühzeitig

von dieser Entwicklungslinie abgeleitete Form dar, was in der Kürze und dem splitting der basalen Pulse sowie der relativ großen Intensität der höherfrequenten Pulse, die aber sehr deutlich durch eine längere Phase des Intensitätsabfalls voneinander getrennt sind, zum Ausdruck kommt.

Von einem Jaguarweibchen liegen mehrere Prustlaute vor, in denen der letzte Einzellautstoß deutlich von den vorhergehenden abgesetzt ist und nur noch schwach mit diesen zusammenhängt (Abb. 102). Laute ähnlicher Ausbildung konnten auch bei einem weiteren Weibchen beobachtet werden. Wenn auf der Grundlage des vorhandenen Materials hierzu eine Deutung zulässig ist, bestehen beim Jaguar Ansätze zur Ausbildung separater Einzellautstöße durch deren Ausgliederung aus der Gruppe zusammenhängender Pulse im Prusten. Eventuell ist darin ein Hinweis in Richtung auf die Entstehung des Nieslautes beim Leoparden und des Puffing beim Löwen in ihrem spezifischen Aufbau aus einzelnen, sehr kurzen nicht zusammenhängenden Lautstößen zu sehen. Struktur, Frequenzzusammensetzung und Lage des Intensitätsmaximums in diesen Lauten entsprechen denen der nasalen Pulse im Prusten. Zur Überprüfung dieser Hypothese ist zusätzliches Tonbandmaterial nötig, besonders von Lauten weiterer Individuen als den bisher ausgewerteten.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß sich die strukturelle Verschiebung im Aufbau des Prustens, wie sie sich in der Entwicklungslinie Nebelparder — (Irbis) — Tiger — Jaguar darstellt, im Verlauf der Ontogenese dieses Lautes beim Tiger, vielleicht auch bei weiteren Arten, widerspiegelt: zunehmender Anteil der nasalen Komponente an der Lautausformung mit den dazugehörigen strukturellen Veränderungen im Lautaufbau.

#### 6.1.3.7 Mauzen, Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement

Die Überprüfung der Homologie von Mauzen/Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement ist bei dem gewählten Analyseverfahren mit Schwierigkeiten verbunden. Ein wesentliches Strukturmerkmal des Nachstoßelements, der innere rhythmische Intensitätswechsel, ist bei einigen Arten im lautspektrographischen Bild kaum nachweisbar. Damit ist es also auch nahezu unmöglich, Formen zu erfassen, die mit einer andeutungsweisen Ausbildung des „fry“ einen Übergang zwischen (Mauzer) oder Hauptruf und dem Hauptruf mit Nachstoßelement darstellen könnten. Es gibt Hinweise auf solche Zwischenformen (s. Abb. 77, 79, 80, 95 a) und damit auch auf die Homologie dieser Rufformen, bei demselben Tier ihre Homonomie. Falls Mauzen, Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement ein Lautkontinuum darstellen, ist dieses aber nicht linear angeordnet, denn mit dem „fry“ im Nachstoßelement fließt eine neue Strukturkomponente ein.

#### 6.1.3.8 Separater Nachstoßer und Nachstoßer beim Jaguar

Separate Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement, (einen Hauptruf) und bisweilen auch als Endlaut(e) einer strukturierten Rufreihe kommen beim Jaguar, Leoparden und beim Löwen vor — der letzte besitzt allerdings keine Hauptrufe. Nur bei der ersten Art erlaubt es das zum gegenwärtigen Zeitpunkt vorhandene Tonbandmaterial, einen strukturellen Vergleich über Zwischenformen von separatem Nachstoßer und Nachstoßer als Element der strukturierten Rufreihe vorzunehmen. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Lautformen liegt darin, daß erstere einen reinen Aufbau aus in kurzer, rhythmischer Abfolge ausgebildeten Phasen größerer und geringer Amplitude aufweisen, wäh-

rend die Nachstoßer dieses Merkmal meist nur noch unter starker spektraler Überlagerung besitzen, ebenso sind basal wenige Formanten mit schwach überhöhtem Bogenverlauf angedeutet. Die separaten Nachstoßer sind durchweg von geringerer Intensität, haben aber ebenso eine im gesamten Lautverlauf gleichbleibende Frequenzzusammensetzung mit nahezu simultanem Einsetzen der Anteile im Beginn und gleichem Abbrechen am Rufende wie die Nachstoßer in der Rufreihe. In der Aktualgenese einer Rufreihe eines männlichen Jaguars liegen nun Rufe vor, die in einem kontinuierlichen Übergang eine Verbindung zwischen den beiden Nachstoßerformen herstellen (s. Abb. 95 a—h). Wahrscheinlich kommt es bei der Artikulation der vorwiegend intensiven Nachstoßer im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe zu einer Verschmelzung (Überlagerung) der spezifischen Strukturmerkmale der separaten Nachstoßer, also des „fry", mit einer kurzen mauz-/hauptrufartigen Lauterzeugung, worauf die basalen Formanten in ihrem Verlauf hinweisen. Eventuell führt die Intensitätssteigerung in den Rufreihen-Nachstoßern zum „Einfließen" dieser Strukturkomponente. Überlegungen zu Modellen der Entstehung der strukturierten Rufreihen, die sich im Anschluß hieran ergeben, sind im folgenden ausgeführt.

6.1.3.9 Übergangsruf

Diese Rufform findet sich wahrscheinlich bei allen Arten mit strukturierter Rufreihe und den drei Hybriden, selten vielleicht auch beim Tiger, am signifikantesten ist ihre Ausprägung beim Löwen. Im Verlauf der strukturierten Rufserie dieser Art ist der Übergang vom Hauptruf mit Nachstoßelement mit voller Ausbildung beider unterschiedlich strukturierter Rufhälften zum Übergangsruf, der in seinem Aufbau unter Reduktion des klangartigen Anfangsteils weitgehend auf das Nachstoßelement beschränkt ist, vollzogen. Der Übergangsruf ist also dem Hauptruf mit Nachstoßelement homolog, bei demselben Individuum homonom. Er stellt keine eigentlich selbständige Rufform dar, ist vielmehr nur als Reduktionsform anzusehen.

Damit könnte auch ein Modell der Aktualgenese (evtl. ebenso der Phylogenese) der Nachstoßer aus Hauptrufen mit Nachstoßelement über die Zwischenstufe der Übergangsrufe gegeben sein, somit auch ein Hinweis auf die Homologie beider Rufformen. Ebenso wäre in einem solchen allmählichen Übergang zwischen beiden auch ein Ansatzpunkt für die Entwicklung der heterotypen strukturierten Rufreihen möglich. Dies entspricht Tembrocks (1960 b) Theorie von der Entstehung heterotyper gegliederter Lautfolgen aus rhythmischen, homotypen Folgen unter fortschreitender Lautumwandlung im Verlauf der Ruffolge. Eine andere Vorstellung zur entwicklungsgeschichtlichen Entstehung der strukturierten Rufreihen bei den Arten dieser Untersuchung ist im vorhergehenden Abschnitt dargelegt, wonach die Ausbildung des (separaten) Nachstoßers als eigenständige Rufform als eine Voraussetzung für die Entwicklung dieser heterotypen strukturierten Rufserien anzusehen ist.

In welchem Maße sich beide Hypothesen verbinden lassen, welche Schlüsse auf ontogenetische und vielleicht auch phylogenetische Entstehung der Nachstoßer und der strukturierten Ruffolgen sich hieraus ableiten lassen und anhand aufgezeichneter Laute zu belegen sind, wird nach der Sammlung zusätzlichen Tonbandmaterials der Gegenstand einer weiteren Untersuchung sein.

6.1.3.10 Differenzierung der strukturierten Rufreihen

Im Rahmen der Homologieuntersuchung sei hier nur kurz auf einige Gesichts-

punkte im Zusammenhang der Differenzierung der homologen strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe eingegangen; ihre Homologie ergibt sich aus der der sie zusammensetzenden Einzelrufformen und deren sich entsprechender regelmäßiger, arttypischer Abfolge.

Im Anschluß an die Untersuchungen von Reschke (1960, 1966) stellt Tembrock (1962, 1967, 1970) folgende Entwicklungsreihe für die zunehmende Differenzierung der strukturierten Rufreihen auf: *Panthera leo* — *P. onca* — *P. pardus; Uncia uncia* und *Panthera tigris* mit ihren ungegliederten Ruffolgen sind an den Anfang dieser Reihe zu stellen. Eine Entscheidung darüber, welche Rufreihenausprägung bei den drei erstgenannten Arten als ursprünglich anzusehen ist, erscheint kaum möglich; alle Rufreihen stellen unter verschiedenen Aspekten jeweils sicherlich sehr weitgehend differenzierte Lautgebilde dar. Allgemein hinsichtlich ihrer Struktur (Tembrock 1960 b) und im Vergleich mit der Lautgebung aller übrigen Feliden sind die strukturierten Ruffolgen von Jaguar, Leopard und Löwe sicherlich als phylogenetisch neuerer Erwerb anzusehen. Von ihrem Rhythmus, den am Aufbau beteiligten Einzelrufformen und ihrem inneren Intensitätsverlauf sind sich die Rufreihen von Jaguar und Leopard sehr ähnlich, der Löwe zeigt in diesen Merkmalen eine abweichende Ausbildung. Die große strukturelle Ähnlichkeit der beiden erstgenannten Arten findet sich auch darin bestätigt, daß der Leguar als ihrer beider Hybrid als einziger der hier untersuchten Bastarde durchgehend auch eine regelmäßige, rhythmische Ruffolge ausbildet.

Die Rufreihe des Leoparden ist in ihrer reduzierten Anzahl von Einzelrufen, der regelmäßigen Ausbildung des Vorstoßers und der weitgehenden Ausgliederung des Hauptrufes mit Nachstoßelement aus der Rufreihenzusammensetzung als abgeleitet anzusehen, ebenso zeigt diese Art ja auch in der Struktur ihres Hauptrufes und des Hauptrufes mit Nachstoßelement eine fortgeschrittene Differenzierung. Als Sonderausbildungen der Rufserie des Jaguars sind sicherlich ihre große Anzahl von Einzelrufen und ihre sehr schnelle zeitliche Abfolge einzustufen; diese dürfte angesichts der Intensität der Rufe an der Grenze der atemphysiologischen Möglichkeiten liegen. Reschke (1960, 1966) und Tembrock (1962, 1967, 1970) sehen die Beteiligung von Hauptrufen mit Nachstoßelement am Rufreihenaufbau beim Löwen als ursprüngliches Merkmal bzw. die weitgehende Beschränkung der Rufreihenzusammensetzung auf die Nachstoßerfolge (incl. Vorstoßer) bei Jaguar und Leopard als fortgeschrittene Ausbildung an. Meines Erachtens ist die Eingliederung der Hauptrufe mit Nachstoßelement in Rhythmus und Intensitätsverlauf der Rufreihe beim Löwen mit regelmäßig arttypischer Veränderung ihrer Dauer aber wohl eher als eine sekundäre Differenzierung aufzufassen. Die Nachstoßerfolge innerhalb der Rufserie des Löwen entspricht in Rhythmus und Intensitätsverlauf weitgehend den Rufreihen von Jaguar und Leopard, die ja im wesentlichen Nachstoßerserien sind. Die phylogenetische Entwicklung der strukturierten Rufreihen läßt sich in ihren verschiedenen Richtungen der Differenzierung bei den drei Arten wohl nur dreidimensional darstellen, nicht linear. Bei allen drei sind hierin wahrscheinlich mosaikartig Merkmale ursprünglichen und sekundären Charakters vorhanden. Großes Gewicht bei der spezifischen Ausbildung der strukturierten Rufreihen ist auch funktionalen Gesichtspunkten beizumessen, so sicherlich im Zusammenhang der sozialen Lebensweise beim Löwen. Die gleiche Auffassung vertreten auch Leyhausen (1950) und Tembrock (1967).

Definitive Aussagen zur Merkmalsphylogenese in der artspezifischen Ausprägung

der strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe erscheinen erst gesichert, wenn der Einfluß derartiger Faktoren und die stammesgeschichtliche Entstehung dieser Lautformen sowie die genaue verwandtschaftliche Beziehung zwischen den drei Arten geklärt sind.

### 6.2 Homologieuntersuchung der Lautformen in der Ontogenese

Der Versuch der Homologisierung der Lautformen der einzelnen Arten im Verlauf der Ontogenese ist dadurch beeinträchtigt, daß die Stimmentwicklung unterschiedlich umfangreich belegt ist; bei keiner Art ist sie kontinuierlich in allen Lautformen erfaßt. Anschließend kann nur am Beispiel einiger Laute exemplarisch deren Homologie anhand des Kriteriums der speziellen Qualität und des der Verknüpfung durch Zwischenformen untersucht werden. Keine der Arten dieser Untersuchung besitzt im Jugendstadium regelmäßige, zusammengesetzte Lautfolgen, die eine Anwendung des Lagekriteriums erlauben.

#### 6.2.1 Kriterium der speziellen Qualität

Die anschließenden Ausführungen unterliegen den gleichen Voraussetzungen und Einschränkungen, wie sie bei der Untersuchung zur Homologie der Lautstrukturen adulter Tiere nach diesem Kriterium erwähnt sind.

##### 6.2.1.1 Quärren

Das Quärren als einzige Rufform wohl aller Arten während der ersten Lebenstage weist durchgehend einheitliche Strukturmerkmale auf, die sich im Verlauf der Ontogenese — solange es als Lautform erhalten bleibt — meist nur geringfügig verändern. Charakteristisch sind die weitgehend spektrale Frequenzverteilung und der große Frequenzbereich in der Zusammensetzung dieser Rufform, die im gesamten Lautverlauf nahezu gleich bleibt. Dabei setzen alle Frequenzanteile im Beginn ziemlich simultan ein und brechen am Rufende ähnlich wieder ab. Dieses letzte Merkmal ist in den Lautspektrogrammen allerdings wegen des Halleffekts meist nicht deutlich ausgebildet. In einigen Quärrlauten sind Ansätze zu einem partiell klangartigen Aufbau sichtbar. Weiteres Tonbandmaterial mit einer weitgehend kontinuierlichen Aufzeichnung der Stimmentwicklung in der Altersklasse I bei allen Arten wird es erlauben, Zusammenhänge dieses Strukturmerkmals mit der Intensität der Lautäußerung und anderen Faktoren zu klären und eventuell hierin bestehende interspezifische Unterschiede zu erfassen.

Kürzere Quärrlaute sind durchweg von relativ hoher, gleichbleibender Lautstärke, gedehnte und aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen können erhebliche interne Intensitätsschwankungen aufweisen. Bisweilen ist auch ein leiser Anlaut vor dem intensiven Hauptteil des Lautes ausgebildet, ersterer mit Ansätzen zu einem eher klangartigen Aufbau.

Aus diesen strukturellen Gemeinsamkeiten erscheint eine Homologisierung des Quärrens bei den verschiedenen Arten gerechtfertigt.

##### 6.2.1.2 Hauptruf mit Nachstoßelement bei Tiger, Jaguar und Löwe

Einheitliche Strukturmerkmale dieser Rufform bei den drei Arten sind: Gliederung des Aufbaus in eine mehr klangartige, hellere erste Lauthälfte und einen zweiten dunklerklingenden Teil überwiegend geräuschhaften Charakters mit rhythmi-

schem internen Intensitätswechsel, das Nachstoßelement. Insgesamt ist das Nachstoßelement reicher an hohen Frequenzanteilen als der hellere Rufbeginn, innerhalb dessen aber in Relation zu den basalen Anteilen etwas höhere eine größere Amplitude erreichen. Das Intensitätsmaximum im Rufaufbau befindet sich durchweg im Übergang zwischen den beiden unterschiedlich strukturierten Lauthälften. Die Anzahl der Einzellautstöße im Nachstoßelement dürfte allgemein um zehn betragen, ihre jeweilige Dauer und die der Phasen geringerer Amplitude dazwischen ist ebenso ziemlich einheitlich.

Diese Rufform der Jungtiere ist sehr wahrscheinlich also bei den drei erwähnten Arten homolog, ebenso auch aufgrund der gemeinsamen Strukturmerkmale mit den Hauptrufen mit Nachstoßelement adulter Tiere bei allen Arten und Hybriden, die diese Rufform ausbilden.

### 6.2.2 Kriterium der verknüpfenden Zwischenformen

Soweit sich Hinweise auf eine Homologie ergeben, die sich mit dem bisher vorhandenen Tonbandmaterial aber noch nicht kontinuierlich in Zwischenformen belegen läßt, sind diese kurz erwähnt. Ansonsten gelten die gleichen Vorbemerkungen wie bei der Besprechung dieses Homologiekriteriums im Zusammenhang der Lautäußerungen der adulten Tiere.

#### 6.2.2.1 Quärren und Mauzen (incl. Vogelruf)

Diese beiden Lautformen, die in einem gewissen Abschnitt der Stimmentwicklung bei den Jungtieren einiger Arten nebeneinander vorkommen, stehen, wie schon erwähnt, untereinander wahrscheinlich u. a. in einer intensitätsabhängigen Beziehung. Die anschließenden Ausführungen sind nicht als der Versuch eines Nachweises der Homologie beider gedacht, sie enthalten nur die Gesichtspunkte, die sich zu dieser Fragestellung bisher anhand des vorliegenden Tonbandmaterials ergeben haben.

Wohl bei allen Arten tritt das Mauzen als eigenständige Rufform gegen Ende der Altersklasse I auf. Im weiteren Verlauf der Stimmentwicklung finden sich häufig — mit Aufnahmen besonders bei Tiger und Jaguar während des ersten Lebenshalbjahres belegt — Rufausbildungen, die von ihrer Struktur her wohl als Übergangsformen zwischen Quärren und Mauzen anzusehen sind (z. B. Abb. 240). Daneben können innerhalb eines zusammenhängenden Rufes mauz- und quärrartige Abschnitte aufeinander folgen, der Strukturumschlag vom ersten zum zweiten ist mit einer Intensitätssteigerung innerhalb des Rufes verbunden (z. B. Abb. 236, 260, 275). Es ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt der Untersuchungen nicht möglich zu entscheiden, welche Faktoren neben einer Intensitätszunahme den strukturellen Übergang vom Mauzen zum Quärren bewirken. Da besonders bei jüngeren Tieren auch weniger lautstarke Ausbildungen des Quärrens neben Mauzern auftreten, ist eine alleinige Abhängigkeit des Strukturumschlags von der Intensität wenig wahrscheinlich.

#### 6.2.2.2 Verschiedene Ausprägungen des Mauzens (incl. Vogelruf)

Das Mauzen weist im Verlauf der Stimmentwicklung bei den einzelnen Arten erhebliche strukturelle Varianz auf, wie auch bei den adulten Tieren. Besonders Leopard und Löwe fallen mit der oft deutlich zweiteiligen Ausbildung dieser Lautform auf, Mauzer mit Anlaut kommen aber auch bei allen anderen Arten vor. Einheitlich finden sich bei allen Mauzlaute, die aufgrund ihrer Struktur mit einem zur Rufmitte ungefähr klappsymmetrischen Bogenverlauf der Formanten zu homologisieren sind,

in aus mehreren Einzellauten gekoppelten Formen ist dieser Aufbau wiederholt ausgebildet. Zwischen dieser Struktur des Mauzens und den zweiteiligen und reduzierten einteiligen Formen finden sich alle Übergänge; so einteilige Mauzer mit deutlichem kurzem Intensitätsabfall um die Lautmitte, die zu den zweiteiligen Formen überleiten, in denen wiederum der Anlaut weitgehend oder völlig reduziert sein kann (s. Löwe: Abb. 298—313). Die Entstehung der explosiv einsetzenden einteiligen Mauzer beim Löwen ist wohl auf einen völligen Ausfall des leisen Anlautes in dieser Weise zurückzuführen, sie stellen also eine abgeleitete Ausbildung dar.

Die Veränderung der Strukturmerkmale der Mauzer im Verlauf der Ontogenese erlaubt über stufenlose Verknüpfung durch Zwischenformen die Homologisierung dieses Lautes bei Tieren verschiedenen Alters. Mit der fortschreitenden Entwicklung geht der interne Tonhöhenunterschied im Mauzer meist zurück, und er verlagert sich im Hauptgewicht seiner Frequenzzusammensetzung mehr in den basalen Bereich. Unterschiedlich helle Mauzformen bei subadulten und adulten Tieren entstehen dann im wesentlichen — neben einem variablen Anteil höherer Frequenzen — durch Änderung der relativen Intensitätsverteilung innerhalb dieses Bereiches. Die unterschiedlichen Abwandlungsformen des Mauzens aller Arten sind also homolog, bei demselben Individuum homonom.

### 6.3 Zusammenfassung

Die vorhergehenden Ausführungen belegen, daß alle bei verschiedenen Arten und ebenso innerhalb derselben Art mit demselben Terminus versehenen Lautformen homolog sind. Weitere Lautelemente, die bisher unterschiedlich bezeichnet sind, könnten sich nach Auswertung zusätzlichen Materials auch als homolog erweisen. Die Homologie ist einzig anhand der strukturellen Eigenschaften der einzelnen Lautäußerungen abgeleitet, funktionale Gesichtspunkte sind hierzu nicht herangezogen worden. Die Darlegungen haben hinsichtlich einiger Lautelemente noch vorläufigen Charakter und müssen in weiteren Untersuchungen vervollständigt werden.

Aus dem Repertoirevergleich wird deutlich, daß die untersuchten Arten und wahrscheinlich auch weitere Feliden ein teilweise ziemlich einheitlich zusammengesetztes Lautinventar besitzen. In diesem Zusammenhang ist es daher notwendig, bei der Annahme eines Feliden-„Grund-Lautrepertoires" auch eine homoiologe Ausbildung einzelner Lautformen bzw. ihrer Strukturmerkmale in Betracht zu ziehen. Dann lägen voneinander unabhängig erworbene Merkmale ähnlicher Struktur vor, die auf der Grundlage homologer Lautäußerungen entstanden sind. Es handelt sich hierbei also um das Problem, wie weit sich die Homologieaussage hinsichtlich der Merkmalszusammensetzung in einer Lautform erstreckt. Methodisch erscheint es im Augenblick kaum möglich, innerhalb desselben Lautes zwischen homologen und eventuell homoiologen Strukturkomponenten zu trennen.

Homoiologien sind insofern bei den untersuchten Felidenarten als wenig wahrscheinlich anzusehen, weil in den Fällen, wo sich für verschiedene bei derselben Art nicht strukturell oder funktional korrelierte Lautäußerungen jeweils ein unterschiedlicher Grad der Differenzierung einzelner Merkmale im Vergleich mit den entsprechenden bei anderen Arten feststellen läßt, dieser sich für die verschiedenen Lautformen derselben Art jeweils mit sich entsprechender relativer Stufe der Merkmalsausbildung ergibt (z. B. bei Löwe und Leopard in der Ausbildung des Vorstoßers und der von Nieslaut/Puffing).

Reine Analogien in der Ausprägung ähnlicher Lautstrukturen sind bei den unter-

suchten Feliden wohl auszuschließen, weil es sich bei ihnen um eine entwicklungsgeschichtlich einheitliche, gut abgegrenzte Gruppe nahe verwandter Arten handelt.

## 7. Schlußdiskussion: Anmerkungen zur systematischen Einordnung der untersuchten Arten

Vor einer Erörterung der Ergebnisse dieser Untersuchung im Hinblick auf die verwandtschaftliche Stellung der Arten zueinander ist im Anschluß an Wickler (1965) noch eine kurze Bemerkung zur Vererbung von Lautgebungsmerkmalen angebracht. Soweit zu diesem Problem bisher überhaupt Untersuchungen vorliegen (Zusammenfassung bei Marler 1963), sind bei Säugetieren die einzelnen Lautformen in ihrer arttypischen Ausprägung angeboren; dies bestätigen die Ergebnisse dieser Arbeit. Auch einzeln ohne den Kontakt zum Artgenossen aufgewachsene Tiere bildeten immer Laute artspezifischer Struktur aus. Nur bei Jaguar, Leopard und Löwe ergeben sich im Zusammenhang ihrer strukturierten Rufreihen Anhaltspunkte, die in der Ausbildung des endgültigen, wohl individualtypischen Rufreihenrhythmus und der Rufreihenzusammensetzung eventuell nicht voll genetisch fixierte Abläufe vermuten lassen.

Die anschließenden Ausführungen sind als Beitrag zur Diskussion um die Systematik der Feliden in den hier untersuchten Arten gedacht, sie müssen durch die Berücksichtigung auch anderer Merkmalskomplexe als der Lautgebung abgesichert werden. Da alle Arten spezifische Lautformen im Zusammenhang der Partnersuche während der Hitzeperiode der Weibchen besitzen und einige Arten sympatrisch vorkommen, ist zumindest in diesen eine distinktive Ausbildung im Dienste der Reproduktionsisolation zu erwarten (Marler 1957).

### 7.1 Vergleich der Lautrepertoires

Der inventarisierende Vergleich der Lautrepertoires der einzelnen Arten läßt klar zusammengehörige Gruppen erkennen, die sich gegeneinander abgrenzen lassen. Nur Jaguar, Leopard und Löwe besitzen strukturierte Rufreihen; Lautfolgen aller anderen Arten sind unregelmäßig und arhythmisch in ihrem Aufbau, was als ursprüngliches Merkmal anzusehen ist (Tembrock 1960 b). Die drei erstgenannten Arten bilden ebenso als einzige den separaten Nachstoßer, den Nachstoßer und den Vorstoßer als Rufformen aus, die beiden letztgenannten Lautelemente vornehmlich im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe, den Vorstoßer im wesentlichen nur beim Leoparden.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement findet sich bei (Nebelparder), Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe, Puma und Schneeleopard besitzen diese Lautform nicht. Das Prusten ist Nebelparder, Schneeleopard, Tiger und Jaguar gemeinsam, Leopard und Löwe äußern die einander wahrscheinlich homologen Laute Nieslaut und Puffing. Das Hitzegrollen als spezielle Lautform rolliger Weibchen ist bei (Jaguar), Leopard und Löwe zu finden.

Eine von allen anderen Arten der Untersuchung deutlich abweichende Zusammensetzung seines Lautinventars hat der Puma. Elemente wie das Gurren und der Wah-wah-Laut weisen in die Richtung des Lautgebungsverhaltens kleinerer Feliden der Gattung *Profelis.*

## 7.2 Vergleich der Lautstrukturen

Hier seien im wesentlichen Unterschiede in der Ausbildung homologer Lautformen besprochen, die es erlauben, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Arten aufzuhellen.

Innerhalb der Gruppe der Arten mit strukturierter Rufreihe unterscheidet sich der Jaguar in seiner Ausbildung dieser Lautform von den beiden anderen im wesentlichen durch die Stellung des Vorstoßers im Anschluß an den Nachstoßer. Auf die Probleme einer systematischen Wertung des Differenzierungsgrades und der Differenzierungsrichtung im Aufbau der strukturierten Rufreihen bei diesen Arten wurde schon eingegangen. Zwischen ihnen ergibt sich vom Jaguar über den Leoparden zum Löwen eine zunehmende strukturelle Signifikanz des „fry“ im Nachstoßer und im Nachstoßelement des Hauptrufes mit Nachstoßelement, das bei (Nebelparder) und Tiger dieses Merkmal nur sehr schwach zeigt.

Von ihrer Struktur her weisen die Hauptrufe des Puma und des Irbis große Ähnlichkeit auf, die beim Nebelparder ist hierzu im Vergleich mit der beim Tiger als intermediär anzusehen, zur stark abgeleiteten des Leoparden könnten beim Jaguar auftretende Hauptrufstrukturen überleiten, der Löwe besitzt diese Rufform nicht. Bei allen Arten kommen Mauzformen vor, die aus mehreren Einzellauten gekoppelt sind. Gleiches gilt für die Hauptrufe von Puma, Nebelparder, Schneeleopard und Tiger, bei Jaguar und Leopard kommen solche Koppelformen dieses Lautes wahrscheinlich nicht vor. Keine der Arten mit Hauptruf mit Nachstoßelement — wohl mit Ausnahme des Nebelparders — artikuliert im adulten Stadium Rufe, in denen zwei oder mehr Elemente dieser Rufform zusammenhängen. Die Fähigkeit zur Kopplung mehrerer Rufe gleichen Aufbaus scheint ein ursprüngliches Merkmal zu sein.

Prusten zeigt in seinen Strukturmerkmalen eine Differenzierungsreihe Nebelparder — Tiger — Jaguar mit fortschreitender Reduktion der basalen und paralleler relativer Zunahme der höherfrequenten Pulse, die ebenso fortschreitend verschmelzen. Die Struktur des Prustens beim Irbis ist nach dem bisherigen Stand der Untersuchung als eine Ausbildung anzusehen, die früh im Verlauf der entwicklungsgeschichtlichen Entstehung dieses Lautes von dieser Linie abgezweigt ist. Bei allen vier Arten kann Prusten direkt an einen Mauzlaut gekoppelt werden, relativ häufig geschieht dies allerdings wohl nur beim Nebelparder. Dieses Merkmal einer direkten Verbindung zweier verschiedener Lautformen — von jedem Lauttyp ist normalerweise nur ein Element in der zusammenhängenden Lautäußerung ausgebildet —, die in dem Koppellaut ihre spezifische Struktur weitgehend beibehalten, ist wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal der Feliden; zu dieser Art der Verbindung kommt es aber bei den einzelnen Arten jeweils nur zwischen bestimmten Lautelementen. Sie tritt auch beim Puma in der Kopplung von Gurren mit Mauzen/Vogelruf auf, ebenso bei allen anderen Feliden, die auch das Gurren ausbilden, mit Mauzen. Der wesentliche strukturelle Unterschied gegenüber dem Prusten im Aufbau aus einzelnen, nicht zusammenhängenden Lautstößen in kurzer, schneller Abfolge ist Leopard mit Nieslaut und Löwe im Puffing gemeinsam. Diese beiden Lautformen können auch nicht direkt an Mauzen gekoppelt werden.

## 7.3 Vergleich des Verlaufs der Ontogenesen

Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten aus dem Verlauf der jeweiligen Stimmentwicklung sind vorläufig noch spärlich, weil das Material un-

terschiedlich umfangreich für die einzelnen Arten und nicht für den gesamten Ablauf der Entwicklung kontinuierlich in allen Lautformen vorhanden ist. Aussagen, die sich auf der Grundlage des bisher vorhandenen Materials gewinnen lassen, stimmen mit den Ergebnissen der vorhergehenden Vergleiche überein.

Der Verlauf der Ontogenese des Prustens beim Tiger spiegelt in ihren strukturellen Veränderungen die Entwicklungslinie wider, die sich in der Ausprägung dieses Lautes bei adulten Tieren von Nebelparder über Tiger zum Jaguar ergibt. Die Hauptrufe junger Tiger in der Altersklasse III/IV entsprechen in ihrem Aufbau weitgehend denen adulter Pumas und Schneeleoparden, deuten also hierin auf eine relativ ursprüngliche Merkmalsausprägung in der Lautgebung des Tigers.

Deutlich zweiteilige Ausprägungen des Mauzens finden sich besonders bei den Jungtieren von Leopard und Löwe. Die drei Arten mit strukturierter Rufreihe bilden (separate) Nachstoßer wohl nicht vor dem zweiten Lebensjahr aus, alle anderen Lautformen außer dem Vorstoßer und spezifischen Lautäußerungen im Zusammenhang der Kopula sind schon vorher entwickelt. Die strukturierte Rufreihe tritt in voller, artspezifischer Ausprägung wahrscheinlich erst im dritten Lebensjahr ungefähr mit der Geschlechtsreife auf.

Eine allgemeine Abfolge der ontogenetischen Entstehung der einzelnen Rufformen — soweit sie bei den einzelnen Arten vorkommen — stellt sich so dar: Quärren — Mauzen incl. Vogelruf — Hauptruf — Hauptruf mit Nachstoßelement (bis Ende des ersten Lebensjahres); (separater) Nachstoßer, Vorstoßer — strukturierte Rufreihe.

Eine Aussage zum Zeitpunkt des ersten Auftretens des Hauptrufes beim Puma und des Hauptrufes mit Nachstoßelement beim Nebelparder ist bisher aufgrund zu geringen Materials in den betreffenden Altersklassen nicht exakt möglich. Abweichungen vom vorher geschilderten Entwicklungsgang sind bei diesen beiden Lautelementen in den beiden Arten nicht auszuschließen.

### 7.4 Zusammenfassung der vergleichend systematischen Betrachtung

Eine eindeutig charakterisierte und von allen anderen Arten abgetrennte Gruppe bilden Jaguar, Leopard und Löwe mit den nur ihnen eigenen Lautformen strukturierte Rufreihe, Nachstoßer, separater Nachstoßer und Vorstoßer. Hierin stehen sich Leopard und Löwe aufgrund der gegenseitigen Anordnung von Vor- und Nachstoßer, des Grades der Differenzierung des „fry“ in ihren Vor- und Nachstoßern sowie dem Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement und der großen Ähnlichkeit (Homologie ?) von Nieslaut und Puffing näher als jeder von beiden dem Jaguar (vgl. Leyhausen 1950). Dieser zeigt innerhalb dieser Gruppe in der Struktur seines Rufreihenaufbaus, ihres Rhythmus sowie der Ausbildung des Hauptrufes Ähnlichkeit mit dem Leopard. Mit der Ausprägung des Prustens weist er aber schon in die Richtung einer weiteren Gruppe von Arten, die Tiger, Nebelparder und Irbis umfaßt und durch den gemeinsamen Besitz dieses Lautelements gekennzeichnet ist. Dabei schließen sich Tiger und (Nebelparder) durch die Ausbildung des Hauptrufs mit Nachstoßelement näher an die erste Gruppe an als der Schneeleopard, der diese Rufform nicht besitzt. Er steht vielmehr in dem Aufbau seines Hauptrufes dem Puma näher, der aber ansonsten deutlich in seiner Merkmalszusammensetzung der Lautgebung von allen anderen untersuchten Arten zu trennen ist und darin deutliche Beziehungen zur Gattung *Profelis* aufweist.

Der Vergleich der Struktureigenschaften einzelner Lautelemente zeigt z. B. in der Veränderung des Prustens vom Nebelparder über den Tiger zum Jaguar, daß diese Einteilung aufgrund der Lautrepertoires sich durch ihre strukturellen Merkmale untermauern läßt bzw. in diesem Fall eine noch genauere Differenzierung ermöglicht. Die Annahme einer entwicklungsgeschichtlich frühen Sonderausbildung des Prustens beim Schneeleopard wird durch die Ähnlichkeit seines Hauptrufes mit der wohl ursprünglichen Form dieses Rufes beim Puma unterstützt. Vergleiche der strukturellen Signifikanz des „fry" im Nachstoßelement des Hauptrufes mit Nachstoßelement, des Nachstoßers sowie des Vorstoßers oder der Bildung von Koppelformen aus Hauptrufen bzw. Hauptrufen mit Nachstoßelement (unter Einschluß der Ontogenese) oder solchen aus Mauzen und Prusten führen zu miteinander konsistenten und sich auch gegenseitig ergänzenden Ergebnissen hinsichtlich der verwandtschaftlichen Stellung der untersuchten Arten zueinander. Hieraus ergeben sich die folgenden Schlüsse.

Der Tiger ist außerhalb der Gattung *Panthera* zu stellen, ähnliche Auffassungen vertreten auch LEYHAUSEN (1950, 1973) und HEMMER (1966). Damit würde das Genus *Panthera* Oken, 1816 folgende Arten umfassen: *P. onca* (Linnaeus, 1758) — Jaguar, *P. pardus* (Linnaeus, 1758) — Leopard und *P. leo* (Linnaeus, 1758) — Löwe. Die endgültige systematische Einordnung des Tigers bleibt noch zu klären.

Eindeutig ist die Stellung des Pumas: diese Art weist eine von allen anderen dieser Untersuchung so signifikant unterschiedliche Merkmalsausbildung auf, daß nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu ihnen nicht wahrscheinlich sind, vielmehr ergeben sich hier starke Ähnlichkeiten mit kleineren Feliden wie den Goldkatzen (*Profelis* Severtzow, 1858). Zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen des Pumas mit dieser Gattung werden weitere Untersuchungen folgen.

Die systematische Einteilung der anderen Arten in dieser Untersuchung sollte vorerst in der augenblicklichen Form beibehalten werden. Hier zeigt sich jedoch im Gegensatz zu den bisherigen Auffassungen, daß der Schneeleopard sich eher an den Puma (und Nebelparder) anschließt, während der Nebelparder dem Tiger nähersteht. Eine Zusammenfassung der beiden letztgenannten Arten in einer Gattung *Neofelis*, wie sie LEYHAUSEN (1973) vorschlägt, erscheint durch die Ergebnisse dieser Arbeit noch nicht ausreichend gesichert.

Alle Arten dieser Untersuchung werden als zur Unterfamilie der Felinae gehörig angesehen. Eine Darstellung des phylogenetischen Abteilungsschemas dieser Arten erfolgt hier nicht, weil diese erst auch unter Berücksichtigung weiterer Merkmalskomplexe in dreidimensionaler Form sinnvoll erscheint.

Der Vorbehalt, daß die Phylogenese eines Einzelmerkmals innerhalb einer Gruppe verwandter Arten nicht notwendigerweise auch die Gruppenphylogenese widerspiegelt, wird im Rahmen dieser Untersuchung nicht als Relativierung der vorhergehenden Aussagen zur Systematik dieser Arten angesehen, weil es bei allen Arten jeweils mehrere strukturell voneinander unabhängige und funktional nicht korrelierte Lautelemente und/oder deren Strukturmerkmale sind, die die systematische Einordnung untermauern. Die anhand verschiedener Lautformen und ihrer jeweiligen strukturellen Beziehungen gewonnenen Aussagen stimmen miteinander überein.

In Anlehnung an SCHUBERT und SCHUBERT (1969) sei aber betont, daß die bei den rezenten Arten beschriebenen Lautformen — in einer Anordnung unterschiedlichen Differenzierungsgrades — nicht ohne weiteres auch als stammesgeschichtliche Zwischenstufen in der Phylogenese des betreffenden Lautelements anzusehen sind.

## 8. Systemeigenschaften der akustischen Kommunikation

Die Untersuchung der Lautgebung einiger Feliden erlaubt anhand der beschriebenen Strukturen und Systemeigenschaften die Überprüfung einiger bioakustischer Modellvorstellungen, wie sie vor allen Dingen TEMBROCK (1960 b, 1967, 1971) für Säuger entwickelte, einmal zur allgemeinen, strukturabhängigen Einteilung von Lautformen, zum anderen zur Beziehung von Lautfunktion und -struktur.

### 8.1 Zur Klassifikation von Lautformen

Im Zusammenhang mit den von TEMBROCK (1960 b, 1971) vorgeschlagenen Einteilungskriterien tierischer Lautformen ergeben sich anhand der in dieser Untersuchung erfaßten Lautäußerungen von Feliden mehrere kritische Ansätze. Auch RESCHKE (1960) weist schon darauf hin, daß eine Einteilung in Kurz- und Langlaute (unter bzw. über 0,5 sec Dauer) durchweg wenig sinnvoll ist. Ein deutliches Beispiel sind hier die Mauzlaute und Hauptrufe verschiedener Arten, die, auch wenn sie als Einzellaute manchmal kürzer als 0,5 sec sind, in stark gedehnten oder gekoppelten Formen eine Dauer von mehreren Sekunden erreichen können. Die verschiedenen Ausbildungen des Mauzens und des Vogelrufes zeigen, daß die Silbigkeit kein eindeutiges Beschreibungskriterium für eine bestimmte Lautform darstellt; beide können in ihren verschiedenen Abwandlungen oder mit Anlaut zwischen ein-, zwei- oder mehrsilbiger Ausprägung variieren. In einer Ausbildung mit komplettem, symmetrischem Bogenverlauf sind Mauzen und Vogelruf wohl als zweisilbig anzusehen, ansteigender und abfallender Schenkel bilden je eine Silbe.

Eine wichtige Struktureigenschaft, die TEMBROCK (1960 b, 1971) nicht in allen möglichen Ausprägungen erwähnt, stellt der interne Tonhöhenwechsel einer Lautäußerung dar; dieser kann auf unterschiedliche Weise entstehen und ist nicht notwendigerweise mit einer Änderung der Frequenzzusammensetzung im Lautverlauf verbunden. Die Kategorie der Mischlaute sollte getrennt werden nach Formen, in denen sich zwei (oder mehr?) Elemente strukturell überlagern, und nach solchen, in denen innerhalb derselben Lautäußerung alternierend zwei (oder mehr?) Lautformen ausgebildet sind (dies letzte mit variablem Anteil der einzelnen Elemente an der gesamten Lautäußerung und eventuell mehrfachem Wechsel von der Artikulation des einen zu der des anderen innerhalb des zusammenhängenden Lautes). Hierin treten dann auch kurze Phasen gegenseitiger Überlagerung der einzelnen Elemente auf, wie es in den Lauten mit alternierenden quärr- und mauzartigen Abschnitten der Jungtiere mehrerer Arten in Lautspektrogrammen belegt ist. Eine weitere Gruppe stellen Koppellaute dar — neben den gekoppelten Lautäußerungen, in denen mehrere Rufe desselben Typs zusammenhängen —, in denen bestimmte unterschiedlich strukturierte Lautelemente wie z. B. beim Nebelparder Mauzen und Prusten oder beim Puma Vogelruf/Mauzen und Gurren zusammenhängend artikuliert werden können. Außer sehr kleinen Bereichen der Überlagerung behalten hierin jedoch beide Lautformen ihren eigenständigen Charakter. Wahrscheinlich variiert der relative Anteil beider Komponenten bei voller Ausbildung des Koppellautes nur geringfügig. Bei den einzelnen Arten sind es immer nur bestimmte Laute, die dieses Phänomen zeigen, nicht alle Arten besitzen die Fähigkeit zur Bildung solcher Koppelformen.

Bei den Lautfolgen zeigen die strukturierten Rufreihen des Jaguars, daß Übergänge von einem heterotypen zu einem homotypen Aufbau möglich sind, ebenso

umgekehrt. Interne Intensitätswechsel einer Lautform, wie Tembrock (1971) sie als charakteristisches Merkmal angibt, sind in den wenigsten Fällen so regelmäßig ausgebildet, daß sie sich zur eindeutigen Beschreibung eines Lauttyps eignen.

### 8.2 Beziehung von Lautfunktion und -struktur

Die von Tembrock (1967, 1971) entwickelten allgemeinen Vorstellungen der Strukturmerkmale affiner (distanzvermindernder) und diffuger (distanzvergrößernder) Lautäußerungen müssen nach den Ergebnissen dieser Untersuchung eingeschränkt werden. Einmal unterliegt diese Trennung den schon erwähnten Schwierigkeiten einer funktionalen Definition der einzelnen Lautformen; daneben muß man z. B. in den strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe Lautäußerungen sehen, die sowohl affine als auch diffuge Funktion haben können, je nach der Motivation des lautgebenden und des hörenden Tieres. Tembrock (1967, 1971) gibt nun folgende Struktureigenschaften affiner Lautelemente im Nah- und Distanzfeld an: Tendenz zur Stimmhaftigkeit, Einsetzen nicht mit voller Amplitude, Tendenz zur (rhythmischen) Wiederholung. Diffuge Laute im Nahbereich sind kurz, setzen mit voller Amplitude ein, haben relativ hohe Intensität, ein breites Frequenzspektrum geräuschhafter Zusammensetzung und sind nicht rhythmisch wiederholt. Einige im Rahmen dieser Untersuchung beschriebenen Lautformen fallen mit ihren Strukturmerkmalen völlig aus diesem Schema heraus. Das auffälligste Beispiel hierzu ist der Nieslaut des Leoparden, einer funktionalen Definition der einzelnen Lautformen; daneben muß man z. B. in den strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe Lautäußerungen sehen, die sowohl affine als auch diffuge Funktion haben können, je nach der Motivation des lautgebenden und des hörenden Tieres. Tembrock (1967, 1971) gibt nun folgende Struktureigenschaften affiner Lautelemente im Nah- und Distanzfeld an: Tendenz zur Stimmhaftigkeit, Einsetzen nicht mit voller Amplitude, Tendenz zur (rhythmischen) Wiederholung. Diffuge Laute im Nahbereich sind kurz, setzen mit voller Amplitude ein, haben relativ hohe Intensität, ein breites Frequenzspektrum geräuschhafter Zusammensetzung und sind nicht rhythmisch wiederholt. Einige im Rahmen dieser Untersuchung beschriebenen Lautformen fallen mit ihren Strukturmerkmalen völlig aus diesem Schema heraus. Das auffälligste Beispiel hierzu ist der Nieslaut des Leoparden, auf den nahezu alle für einen diffugen Laut beschriebenen Eigenschaften zutreffen — im Nahbereich ist er auch als von relativ hoher Intensität einzustufen. Der Nieslaut hat aber nach allen bisherigen Beobachtungen die Funktion eines Lock- und Beschwichtigungslautes, also rein affinen Charakter. Beim Leoparden weisen Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement als intensive Rufformen mit affiner Bedeutung im Distanzfeld eine deutliche Tendenz zu einem stark geräuschhaften Aufbau auf. Nachstoßer (und Vorstoßer) als wesentliche Bauelemente der strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe zeigen fortschreitend abnehmende Stimmhaftigkeit, obwohl sie zumindest bei rolligen Weibchen in deren Rufserien sicherlich affinen Charakter haben. Ebenso setzen beide Lautformen gleich mit voller Amplitude ein, was wiederum nicht den Strukturkriterien für ein affines Lautelement entspricht.

Die vorangehenden Ausführungen machen deutlich, daß es wohl nicht möglich ist, derartige allgemeingültige, eindeutige Beziehungen zwischen Lautstruktur und -funktion herzustellen. Neben Lautformen, die weitgehend den von Tembrock (1967, 1971) beschriebenen Charakteristika entsprechen, finden sich bei den untersuchten Feliden auch solche, die nach ihrer Struktur anhand der von Tembrock

(l. c.) gegebenen Merkmalskombination genau dem ihrer wirklichen Funktion entgegengesetzten Funktionsbereich zuzuordnen wären.

Im Zusammenhang einiger Lautäußerungen bei Vögeln gelang ein Nachweis einer allgemeinen Beziehung zwischen ihrer Funktion und Struktur (MARLER 1959).

## 9. Merkmalsverteilung in der Lautgebung der untersuchten Arten

1. M: alle Arten
2. Cop: alle Arten
3. Q: alle Arten
4. gekoppelte M: alle Arten
5. H: alle Arten außer Löwe
6. Hm: Nebelparder, Tiger, Jaguar, Leopard, Löwe
7. Pr: Irbis, Nebelparder, Tiger, Jaguar
8. G: Puma
9. Ni: Leopard
10. Pu: Löwe
11. sN: Jaguar, Leopard, Löwe
12. N: Jaguar, Leopard, Löwe
13. V: Jaguar, Leopard, Löwe
14. sR: Jaguar, Leopard, Löwe
15. Sch: Puma, (Irbis, Nebelparder)
16. O: Puma
17. Hi: Jaguar, Leopard, Löwe
18. Z: Puma
19. Vr: Puma
20. W: Puma
21. V vor N: Leopard, Löwe
22. V nach N: Jaguar
23. gekoppelte H: Puma, Irbis, Nebelparder, Tiger
24. Kopplung von M (M/Vr) mit Pr (G): Puma, Irbis, Nebelparder, Tiger, Jaguar
25. Kopplung von Hm im adulten Stadium: Nebelparder
26. deutliche Intensitätsverlagerung zwischen Formanten im H vom Lautbeginn zum -ende: Puma, Irbis
27. Pr bei adulten potentiell ohne basale Pulse: Tiger, Jaguar
28. splitting der basalen Pulse im Prusten: Irbis
29. Ni bzw. Pu als einzelne Pulse: Leopard, Löwe
30. Ni bzw. Pu nicht an M gekoppelt: Leopard, Löwe
31. M bei juvenilen Tieren oft deutlich zweiteilig: Leopard, Löwe
32. M juveniler Tiere in einteiliger Ausbildung mit „explosivem" Lautbeginn: Löwe
33. Anzahl der Pulse im fry des N um 10: Jaguar, Leopard, Löwe
34. Anzahl der Pulse im fry des Nel um 10: (Nebelparder, Tiger), Jaguar, Leopard, Löwe

35. Intensitätsabfall in Frequenzzusammensetzung des N zwischen 1 und 2 kHz: Jaguar, Leopard, Löwe
36. fry im N mit Pulsdauer um 0,015 sec: Jaguar, Leopard, Löwe
37. sR mit obligatorisch integrierten Hm: Löwe
38. sR häufig ohne integrierten Hm: Jaguar, Leopard

(Die Erläuterung der Abkürzungen für die einzelnen Lautformen findet sich auf S. 178—179.)

Merkmalsunterschiede — Differences in characteristics

| | Pu | I | Ne | Ti | Ja | Le | Lö |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Pu | X | 6 | 8 | 9 | 15 | 16 | 16 |
| I | 9 | X | 3 | 4 | 11 | 12 | 12 |
| Ne | 8 | 9 | X | 3 | 9 | 11 | 12 |
| Ti | 7 | 8 | 9 | X | 6 | 9 | 10 |
| Ja | 6 | 6 | 10 | 13 | X | 6 | 8 |
| Le | 5 | 5 | 7 | 9 | 18 | X | 5 |
| Lö | 4 | 4 | 6 | 7 | 15 | 19 | X |

Merkmalsübereinstimmungen — Concordances of characteristics

Anzahl der Merkmale der Lautgebung, in denen sich je zwei Arten unterscheiden bzw. in denen sie miteinander übereinstimmen.
(Abkürzungen/abbreviations: Pu — Puma/puma; I — Irbis/snow leopard; Ne — Nebelparder/clouded leopard; Ti — Tiger/tiger; Ja — Jaguar/jaguar; Le — Leopard/leopard; Lö — Löwe/lion)

Die rein arithmetische Addition von Merkmalsunterschieden bzw. -übereinstimmungen zwischen zwei Arten ist sicherlich nicht in jedem Fall ein direktes Maß für ihre verwandtschaftliche Nähe im Vergleich zu diesem Wert gegenüber anderen Arten, weil es einmal nicht bei allen Lautelementen gleiche Anzahlen von Strukturmerkmalen gibt, die eine mehrfache Differenzierung zwischen den Arten hinsichtlich dieser Merkmale erlauben, zum anderen sind nicht alle Merkmalsunterschiede bzw. -übereinstimmungen als gleichwertig in ihrer Aussagekraft zur verwandtschaftlichen Stellung der Arten zueinander einzustufen. Dies gilt entsprechend auch für andere Merkmalskomplexe als die Lautgebung. Die obige Zusammenstellung hat also nur den Charakter einer Übersicht.

## 10. Zusammenfassung

1. Die Aufnahme des jeweiligen Lautrepertoires der Felidenarten Puma *(Puma concolor)*, Nebelparder *(Neofelis nebulosa)*, Schneeleopard *(Uncia uncia)*, Tiger *(Panthera tigris)*, Jaguar *(Panthera onca)*, Leopard *(Panthera pardus)* und Löwe *(Panthera leo)* unter Ausschluß der spezifischen Lautäußerungen im Zusammenhang

agonistischer Verhaltensweisen ergibt nach lautspektrographischer Analyse eine teilweise übereinstimmende Zusammensetzung der Lautinventare, läßt aber auch deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten im Vorkommen bestimmter Lautelemente erkennen; gleiches gilt für die Struktur der einzelnen Lautformen. Es lassen sich jeweils Gruppen von Arten zusammenfassen, die gegenüber anderen gemeinsame Merkmale in der Lautgebung besitzen; innerhalb jeder Gruppe ist zumindest eine Art vorhanden, die in ihrer Merkmalszusammensetzung und -ausprägung zu Arten überleitet, die in einer anderen Gruppe zusammengefaßt sind. Eine Beziehung zwischen dem Hyoidbau und den Stimmäußerungen bei den Feliden, wie Pocock (1916) sie vermutet, ließ sich im Rahmen dieser Untersuchung nicht bestätigen; auch ist die Körpergröße einer Art nicht allein bestimmend für die Tonhöhe ihrer Lautäußerungen.

2. Alle Lautelemente sind nach ihren Strukturmerkmalen definiert, ihre charakteristischen physikalischen Parameter sind besprochen.

3. Die mit dem gleichen Terminus innerhalb einer Art und bei verschiedenen Arten versehenen Lautäußerungen lassen sich anhand ihrer Struktur jeweils als homolog erweisen. Einige weitere Lautelemente, die vorerst noch mit verschiedenen Begriffen geführt werden, sind eventuell auch homolog. Hier ist Aufschluß erst nach der Analyse zusätzlichen Tonbandmaterials zu erwarten.

4. Allen Arten ist das Mauzen als Rufform gemeinsam, es ist als eine ursprüngliche Ausbildung der Feliden anzusehen; wahrscheinlich stellt es die Grundform aller rufartigen Lautäußerungen dieser Familie dar.

5. Mauzen und seine als Hauptruf bezeichnete intensive Ausprägung sind homolog, sie bilden ein Lautkontinuum, „graded system“. Weitere solcher Systeme als Erweiterung des von Mauzen/Hauptruf erscheinen möglich — auch unter Einfließen neuer Strukturkomponenten.

6. Die Hybriden Tigon (Elternarten: ♂ Tiger × ♀ Löwe), Leguar (Elternarten: ♂ Leopard × ♀ Jaguar) und Leopon (Elternarten: ♂ Leopard × ♀ Löwe) besitzen im Vergleich mit den jeweiligen Elternarten ein eventuell in der Anzahl seiner Elemente reduziertes Lautrepertoire; eine gesicherte Aussage hierzu ist auf der Grundlage des vorhandenen Tonbandmaterials nicht möglich. Ihre Lautformen sind in ihrer Merkmalsausprägung im Vergleich mit der der jeweiligen Elternarten teilweise als intermediär einzustufen, zeigen aber auch in einigen Merkmalen bei demselben Tier stärkere Anlehnung an nur eine der beiden; dies kann auch in der Ausbildung desselben Lautelements in dem einen Merkmal die eine, in einem anderen die andere Elternart sein. Vereinzelt kann es zur Ausprägung von Merkmalen kommen, die bei keiner der beiden Elternarten, wohl aber bei diesen verwandten Arten auftreten. Die Lautelemente der Hybriden sind denen ihrer jeweiligen Elternarten und der weiteren Arten im Zusammenhang dieser Untersuchung, sofern sie die entsprechenden Lautäußerungen besitzen, homolog.

7. Alle im Verlauf der Ontogenese bei derselben und bei verschiedenen Arten mit dem gleichen Terminus belegten Lautformen sind als jeweils homolog erwiesen, auch mit den entsprechenden der adulten Tiere.

8. Die Ontogenese der Lautgebung läßt allen Arten gemeinsame Merkmale erkennen. Während der ersten Lebenstage ist einheitlich nur eine Rufform, das geräuschhafte, vorwiegend intensive Quärren, ausgebildet. Ungefähr ab der 2. bis 3. Lebenswoche tritt daneben auch das leise, klangartige Mauzen (incl. Vogelruf

beim Puma) auf, das bei allen Arten im weiteren Verlauf der Entwicklung, auch bei den adulten Tieren, die vorherrschende Rufform geringer Intensität bleibt. Das Quärren tritt im zweiten Lebenshalbjahr nicht mehr auf — bei einigen Arten schon eher — und wird durch intensive Rufformen anderer Struktur ersetzt.

9. Die Gruppe der Laute Gurren (Puma), Prusten (Nebelparder, Schneeleopard, Tiger, Jaguar), Nieslaut (Leopard) und Puffing (Löwe) ist schon frühzeitig entwickelt, wahrscheinlich vor dem Ende des ersten Lebensmonats, und verändert sich im weiteren Verlauf der Ontogenese bei einigen Arten strukturell nicht mehr wesentlich.

10. Alle rufartigen Lautäußerungen — andere Lautformen wahrscheinlich auch, aber in einem geringeren Ausmaß — machen im Verlauf der Stimmentwicklung bei derselben Art einen gleichartigen, allmählichen Abfall in der Tonhöhe durch — nach einem bei den einzelnen Arten unterschiedlich langen Anstieg in den ersten Lebenswochen. Die Tonhöhenbewegung ist bei den einzelnen Arten absolut und relativ verschieden. Meist reduziert sich auch der interne Tonhöhenwechsel der Rufformen.

11. Mit dem Ende des ersten Lebensjahres erscheint bis auf spezielle Lautformen im Zusammenhang des Östrus der Weibchen und des Paarungsablaufs die Entwicklung des jeweiligen Lautrepertoires bei den einzelnen Arten in der Anzahl seiner Elemente abgeschlossen. Noch nicht geklärt ist in diesem Zusammenhang der Entwicklungsablauf für je eine Rufform bei Puma und Nebelparder. Eine deutliche Ausnahme hierin stellen Jaguar, Leopard und Löwe dar, die als adulte Tiere eine artspezifische, strukturierte Rufreihe ausbilden. Diese Lautäußerung sowie Nachstoßer und Vorstoßer (besonders beim Leoparden) als ihre wesentlichen Bauelemente entwickeln sich erst im zweiten und dritten Lebensjahr, die strukturierte Rufreihe in vollrhythmischer Form erst nach dem Auftreten der sie zusammensetzenden Einzelrufformen. Der separate Nachstoßer ist schon in der ersten Hälfte des zweiten Lebensjahres ausgebildet und dürfte einen Ausgangspunkt zur Entwicklung des Nachstoßers und der strukturierten Rufreihe darstellen.

12. Mit großer Wahrscheinlichkeit sind alle Lautformen in ihrer artspezifischen Ausbildung angeboren, d. h. neben dem Aufbau des Stimmapparates und der Resonanzräume sind die der Lauterzeugung und -ausformung zugrundeliegenden neuromotorischen Abläufe genetisch verankert. Lernprozesse erscheinen im Zusammenhang der endgültigen individualspezifischen Ausprägung von Rhythmus und/oder Zusammensetzung der strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe möglich. Individualkennzeichnende Frequenzzusammensetzung einer Lautform — hierin treten aber wahrscheinlich nur geringfügige interindividuelle Unterschiede auf — und besonders individualtypische relative Intensitätsverteilung in ihrem Frequenzspektrum sind bei allen Arten der Untersuchung anzunehmen, mit dem benutzten Auswertungsverfahren aber nicht gesichert zu bestimmen.

13. Einzelne Laute wie das Prusten lassen im Artenvergleich eine Differenzierungsreihe erkennen. Derartige strukturelle Beziehungen bei weiteren, jeweils strukturell und funktional nicht korrelierten Lautelementen erlauben gemeinsam mit der unterschiedlichen Zusammensetzung der Lautrepertoires eine Gruppierung von jeweils mehreren Arten unter dem Gesichtspunkt der gemeinsamen Merkmale in der Lautgebung, auch unter Einschluß der Ontogenese. Zwischen den einzelnen Gruppen vermitteln jeweils Arten mit teilweise übergreifender Merkmalszusammensetzung — diese lassen sich aufgrund ihrer Merkmalsausprägung aber immer eindeutig

einer der beiden zuordnen —; innerhalb der Gruppen lassen sich die Arten weiter nach der Größe der Übereinstimmung innerhalb dieses Merkmalskomplexes einstufen. Auf diese Weise unter verschiedenen Gesichtspunkten der Lautgebung abgeleitete Aussagen zur verwandtschaftlichen Beziehung der Arten sind miteinander konsistent.

14. Das Genus *Panthera* Oken, 1816 sollte nur noch die Arten Jaguar *(Panthera onca)*, Leopard *(Panthera pardus)* und Löwe *(Panthera leo)* umfassen. Innerhalb dieser Gattung stehen Löwe und Leopard einander verwandtschaftlich näher als jeder der beiden dem Jaguar. Der Tiger weist eine von diesen drei Arten so deutlich abweichende Merkmalszusammensetzung auf, daß er mit ihnen nicht in dieselbe Gattung gestellt werden sollte; seine endgültige systematische Einordnung ist noch nicht genügend geklärt.

Nebelparder *(Neofelis nebulosa)* und Schneeleopard *(Uncia uncia)* bleiben jeweils einzige Art ihrer Gattung. Der Nebelparder zeigt in seiner Lautgebung deutlich Anlehnung an den Tiger, während der Irbis sowohl mit diesen beiden Arten als auch mit dem Puma Ähnlichkeiten erkennen läßt. Außer vom Schneeleopard besitzt der Puma *(Puma concolor)* aber eine so erheblich von allen anderen Arten der Untersuchung abweichende Lautgebung, daß seine Sonderstellung deutlich ist. Er schließt sich in diesen Merkmalen vielmehr an kleinere Feliden wie die Goldkatzen *(Profelis)* an.

Eine endgültige systematische Einordnung aller Arten bedarf neben den angeführten Gesichtspunkten zur Absicherung der Ergebnisse weiterer vergleichender Untersuchungen morphologischer, verhaltensphysiologischer, kariotypischer und anderer Merkmale. Erst nach einer Wertung der so gewonnenen Aussagen erscheint es sinnvoll, den Versuch einer Darstellung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Felidenarten zu unternehmen.

15. Anhand der bei den untersuchten Feliden gefundenen Lautäußerungen lassen sich keine allgemeingültigen, eindeutigen Beziehungen zwischen Struktur und Funktion eines Lautes belegen.

## 11. Short Version

### 11.1 Abbreviations of vocalizations and their names in German and English

Cop — spezifische Lautformen im Zusammenhang mit der Kopula
specific vocalizations during mating

G — Gurren
gurgling

H — Hauptruf
main call

Hi — Hitzegrollen der ♀♀
gargling of ♀♀ in oestrus

Hm — Hauptruf mit Nachstoßelement
main call with grunt-element

M — Mauzen
mew[6]
N — Nachstoßer
grunt
Nel — Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement
grunt-element of main call with grunt-element
Ni — Nieslaut
sneezing sound
O — Orgasmusschrei der ♀♀
orgasmic cry of ♀♀
Pr — Prusten
prusten
Pu — Puffing
puffing (SCHALLER 1972)
Q — Quärren
bleating (SCHALLER 1972)
Sch — Schnurren
purring
sN — separater Nachstoßer
separate grunt
sR — strukturierte Rufreihe
structured call sequence
V — Vorstoßer
vocalized gasp
Vr — Vogelruf
whistle
W — Wah-wah-Laut
wah-wah sound
Z — zusammengesetzter Rolligkeitslaut der ♀♀
composite vocalization of ♀♀ during oestrus

The English terms are not a direct translation of the German in every case but were chosen according to their suitability or, as in the case of "whistle", were already current in the literature and have been retained.

## 11.2 Distribution of characteristics in vocalization of the felids in this investigation

1. M: all species
2. Cop: all species
3. Q: all species
4. coupled M: all species
5. H: all species except lion
6. Hm: clouded leopard, tiger, jaguar, leopard, lion

---

[6]) "Mew" has been chosen for the various general vocalizations of the felids to avoid confusion with the miaow of the domestic cat, which is a special form within the wide range of feline mews.

7. Pr: snow leopard, clouded leopard, tiger, jaguar
8. G: puma
9. Ni: leopard
10. Pu: lion
11. sN: jaguar, leopard, lion
12. N: jaguar, leopard, lion
13. V: jaguar, leopard, lion
14. sR: jaguar, leopard, lion
15. Sch: puma, (snow leopard, clouded leopard)
16. O: puma
17. Hi: jaguar, leopard, lion
18. Z: puma
19. Vr: puma
20. W: puma
21. V before N: leopard, lion
22. V following N: jaguar
23. coupled H: puma, snow leopard, clouded leopard, tiger
24. coupling of Pr or G with M or M/Vr: puma, snow leopard, clouded leopard, tiger, jaguar
25. coupled Hm in adult animals: clouded leopard
26. transfer of main intensity during H between partials: puma, snow leopard
27. Pr sometimes without basal, laryngeal pulses in adult animals: tiger, jaguar
28. splitting of basal, laryngeal pulses in Pr: snow leopard
29. Ni or Pu as very short single pulses: leopard, lion
30. no coupling of M with Ni or Pu: leopard, lion
31. M often bipartite in juveniles: leopard, lion
32. M of juveniles with "explosive" beginning in undivided forms: lion
33. N with about ten pulses in fry: jaguar, leopard, lion
34. Nel with about ten pulses in fry: (clouded leopard, tiger), jaguar, leopard, lion
35. N with decrease of intensity between 1 and 2 kHz: jaguar, leopard, lion
36. pulses of fry in N with duration of about 0,015 sec each: jaguar, leopard, lion
37. Hm obligatory component of sR: lion
38. sR often without integrated Hm: jaguar, leopard

## 11.3 Comparative investigation of vocalization in several felids

### 11.3.1 Introduction

Within the behavioural inventory of an animal species or a group of related species their vocalizations constitute some of the best defined elements because these can be characterized purely structurally in terms of their physical parameters obtained from sound spectrograph analysis. Intra- and interspecific comparison of the vocalizations can therefore be based solely on structural characteristics without regard to their function or communicative message, which, especially in mammals, may often obscure structural relationship.

In contrast to the number of comparative investigations of vocalization in special groups of birds, anurans or insects, there are not many using this approach on mammals. Those that do are mainly restricted to primates; a few deal with ungulates and carnivores.

The intention of this investigation is to establish the vocal repertoires of several felids and give a structural comparison of their vocalizations. To complete and enhance this

survey the ontogenesis of vocal behaviour in all these species is also considered from a structural viewpoint. This is done by the application of the concept of homology as established for morphological structures (REMANE 1952). The limitations put forward by ATZ (1970) concerning the validity of this concept in the study of behaviour do not apply to comparative investigations on vocalization based purely on physical structural parameters.

The results of this survey provide additional arguments in resolving controversial problems besetting discussion of the systematics of the Felidae.

### 11.3.2 Material and methods

The object of this investigation is the vocalization of the following species of cats:

| | |
|---|---|
| puma | *(Puma concolor)* |
| clouded leopard | *(Neofelis nebulosa)* |
| snow leopard | *(Uncia uncia)* |
| tiger | *(Panthera tigris)* |
| lion | *(Panthera leo)* |
| jaguar | *(Panthera onca)* |
| leopard | *(Panthera pardus)* |

Specific vocalizations occurring in agonistic situations, such as hissing, spitting etc., and those uttered by hurt and startled animals have not been dealt with in this survey.

The nomenclature follows the revised system of POCOCK (1917) as used by HEMMER (1966, 1968) and LEYHAUSEN (1973). In addition the vocalization of the following hybrids is taken into account:

| | |
|---|---|
| tigon | (♂ tiger × ♀ lion) |
| leguar | (♂ leopard × ♀ jaguar) |
| leopon | (♂ leopard × ♀ lion) |

Most of the observations and recordings were made in zoos, some at circuses or on privately kept animals. The recorded vocalizations comprise 67 reels (13 cm reel, 360 m tape length), of which about 1450 recordings were prepared for analysis. Most of them contain more than one vocalization. Their distribution among the different species, hybrids and developmental stages is shown in table 1 (all tables are at the end of this volume). For the study of the ontogenesis of vocalization the development of the animals is divided into age classes (AK) in rough correlation to distinct motor and sensory developmental stages.

| | | |
|---|---|---|
| AK I | birth — 3 weeks | cubs do not leave nest<br>optic, acoustic and motor abilities<br>still underdeveloped |
| AK II | 3 weeks — 3 months | still keeping mainly to nest area<br>sensory and motor capabilities<br>developing |
| AK III | 3—6 months | motor and sensory skills largely<br>developed, abandonment of nest area<br>meat constitutes a growing proportion of food |
| AK IV | 6 months — 1 year | weaned, continued reliance on mother<br>for food supply; sibling group |
| AK V | older than 1 year | sub-adult animals up to self-reliance,<br>phases differ according to species;<br>in some species contact between mother<br>and sibling group continues |

| | | |
|---|---|---|
| AK VI | adult | age varies according to species (CRANDALL 1964) |
| AK VII | senile | very old animals (over 15 years) of jaguar, leopard and lion seem to undergo a decay of special composite vocalizations |

All recordings were made with portable tape recorders UHER 4000 Report and UHER 4200 Report Stereo and microphones SENNHEISER MD 421/2 and MKH 805 which both have an almost identical frequency characteristic in the vocal range of these felids. All recordings were run at 19 cm/sec speed with recording level normally unaltered during a coherent sequence of vocalizations. Even very loud calls were not recorded at a distance of more than 5 m. Each recording is followed by notes on circumstances of recording (distance, angle microphone-vocalizing animal etc.), date, place, sex and identity of the animal recorded and notes on the behaviour of the vocalizing animal and reactions of any conspecifics.

The recordings were then copied from a REVOX A 77 tape recorder onto the sound spectrograph and spectrographic analysis was carried out on a sound spectrograph VOICEPRINT Model 4691 A. For nearly all recordings two displays were used: quantize/WB (300 Hz) and normal/NB (50 Hz), both in shaping flat. Recording and analyzing (scan playback) level of the VOICEPRINT were monitored with an oscilloscope HAMEG HM 312.

Structural analysis and description of all vocalizations are based on the following parameters:

1. a. amplitude
   The intensity of the vocalizations was not measured with a phonmeter, their intensity being classified by apparent observed loudness. Within the same recording under constant conditions a comparison of the relative intensities of the different calls in it is possible.
   b. regular alteration of amplitude within a vocalization
   A special form of this characteristic is the internal rhythmical alteration of intensity ("fry", ANDREW 1963 b).
2. a. frequency range
   measured in kHz (kc/s), describing the range in which a vocalization may have frequency components
   b. basic frequency range
   measured in kHz, giving the range of medium intensity in which all forms of a vocalization have their essential frequency components
   c. main components
   measured in kHz, gives the frequencies with the highest amplitude in a vocalization
   In the quantize (contour) spectrograms all frequencies within contour areas of equal shading level have the same relative intensity level, the darkest areas representing the maximum intensities. Under optimal conditions eight shading levels are shown, each representing an interval of 6 dB.
   d. gaps in frequency range
   measured in kHz. Some vocalizations have typical gaps in their frequency range over parts or the whole of their duration.
   e. changes in frequency composition as a function of time during a vocalization
3. a. duration
   measured in sec or 0.1 sec. The duration can only be estimated when recording was made inside buildings
   b. rate of repetition within a constant interval
   If calls are repeated rhythmically, regular numbers are articulated within a constant interval (2 sec were chosen in this investigation). The duration of the pauses between

the calls is also given. Here the same applies when the recording was made inside a building.

4. a. frequency distribution
   spectral and/or tonal frequency composition within a vocalization (further parameters only in the case of vocalizations with mainly tonal structure)
   b. form of partial (alteration of form during the vocalization)
   c. pitch-change within a partial
   measured as ratio between its highest and lowest frequencies (There may be another pitch-change during a vocalization caused either by alteration of frequency composition or change of relative intensity of higher and lower frequency components, or combinations of two or all three of these possibilities).
   d. fundamental
   frequency components and relative intensity of basal partial
   e. partial ratio
   ratio between the frequencies of the partials within a vocalization, taking the frequency components of the basal partial (fundamental) as = 1, and those of the succeedingly higher ones at the same moment in relation to those of the fundamental
   f. main partials
   number and frequency components of the partials with the highest amplitude

There are further criteria for the description of vocalizations:

5. articulation (laryngeal and/or oral and/or nasal components in the formation of the vocalization)
6. inspirative and/or expirative phases during vocalization
7. posture, muscular activity of the trunk and opening of the mouth during vocalization

All structural parameters given are subject to the restrictions imposed on analysis by recording conditions and the analyzing capacity of the sound spectrograph itself.

We believe that the fact that the animals studied in this investigation have been kept in captivity, possibly for several generations, has no influence on the physical structure of their vocalizations. As regards mammals, there is no evidence pointing in this direction. What may, however, be altered is the rate of vocalizing in the case of special calls, or whether a vocalization occurs at all.

The nomenclature of mammalian vocalizations presents a major problem. As mammals have only comparatively few vocalizations with a clear and exclusive functional connotation and show a strong tendency to mix different vocalizations, it is not very useful to establish a classification of calls and sounds in respect of their function. One vocalization may have more than one function and for the same function there may be more than one vocalization. Therefore a functionally based classification can lead to the splitting of structurally related or even identical vocalizations or the lumping together of structurally different ones.

In this investigation vocalizations are as far as possible named without any functional connotation. Terms already current in the literature have been kept if they follow this rule, otherwise they have been neglected and new ones used. For a general classification of animal vocalizations according to their physical structure cf. TEMBROCK (1960 b).

The vocalizations of all species as adult animals and during ontogenesis are described in the same way, following the pattern established by the physical parameters of their structure mentioned above. Tables with these structural parameters are found at the end of this paper, each followed by the figures of the sound spectrograms of the respective species' vocalizations.

The following English résumé gives more detail than would be possible in the general summary by describing the main results of the different aspects of this investigation.

11.3.3 Vocalizations of the adult animals

In all species of this survey the mew is the predominant low intensity call (including whistle as a special derivative of the mew in puma). Several species have peculiar modifications of the mew but there is a basic form of this vocalization common to all. The mew is the fundamental and original call of the felids and, at least in some of them, constitutes a structural element of further vocalizations.

The main call is the intense form of the mew and is found in all species in this investigation except the lion. Main call and mew form a graded system of calls, a call continuum with gradual transition. With increasing intensity structural changes may occur in the main call as compared with the mew which are not equally evident in all species. In lion all loud calls have a structure different from that of the main call.

Another intense call is the main call with grunt-element. This has a more highly pitched tonal beginning and a deeper throaty end, the grunt-element, with an internal rhythmical change of intensity, 'fry'. This call is found in clouded leopard (though rarely), tiger, jaguar, leopard and lion; all except the first species can also form low intensity calls with a grunt-element.

Grunts are short throaty calls with an atonal character and internal fry; to the ear they remind one of the grunt-element in the main call with grunt-element. These calls are a vocalization of jaguar, leopard and lion, where they mainly constitute elements of the species' respective structured call sequences. In all three species there may be less intense separate grunts following a main call with grunt-element or (in jaguar and leopard) a main call not within a structured call sequence. Grunts and separate grunts can be distinguished by slight structural differences.

The equivalent of the expiratively articulated grunts are the vocalized gasps which are formed during the inspirative phase of respiration. This vocalization only occurs regularly in the structured call sequences of leopard, a gasp before a grunt, often both phases of articulation being joined. In lion some individuals quite regularly form gasps in the same way but less intensely, but normally they are rare in the structured call sequences of this species. Gasps are even rarer and weaker in the structured call sequences of the jaguar; in this species they follow the grunt or are coupled to the end of a grunt.

Jaguar, leopard and lion each have a species-specific structured call sequence. In each species the composition is regular in respect of the vocalizations in it, their sequence, the rhythm of the call series and its internal fluctuations in intensity. All other species in this investigation form call series without regular composition and rhythm, and this is regarded as a primitive characteristic (Tembrock 1960 b). Jaguar, leopard and lion can also arrange their calls in irregular sequences but such sequences normally do not have full intensity.

Probably in all species there are specific vocalizations in both sexes during copulation, in the females already before it. In the males vocalization starts with the full immissio penis and stops with the end of copulation, when the females' vocalizations also change to snarling, hissing or similar. The male vocalizations during copulation are probably derivatives of the continuum mew/main call though specific to this behavioural situation.

The snorting sound of prusten constitutes an element of the respective vocal repertoire of snow leopard, clouded leopard, tiger and jaguar. There are structural differences in this vocalization among the four species which are the subject of discussions below.

Only the leopard forms the very short single pulses of the sneezing sound. Hemmer (1966) states that leopards also have prusten in their vocal repertoire, but this could not be ascertained during this investigation. Probably the statement is based on a misinterpretation of the sneezing sound, which because of its structure cannot be lumped together with prusten.

Until such time as recordings good enough for sound spectrographic analysis can be obtained, puffing (Schaller 1972) has been established as a vocalization of its own peculiar to the lion. There are strong hints that puffing and the sneezing sound belong together

structurally and may be put into one category because both are very short atonal single pulses[7].

Some questions arise concerning the occurrence of purring in the species of this investigation. Ewer (1973) says that it is common amongst the Felidae, whereas in this investigation it was observed only in juvenile and adult pumas; probably snow leopard and clouded leopard have this vocalization too. There have been reports of purring in species like the lion (Adamson 1960, Schaller 1972), but there can be no certainty that the vocalization so named really is the structural equivalent of this sound in the domestic cat until spectrographic analyses have been made. Among the species in this investigation the low-intensity, atonal gurgle is peculiar only to the puma, but there are many other felids which have it also, for example the domestic cat, the serval, the African golden cat, the jaguarundi etc. (Tonkin pers. comm.). Another vocalization which in the species of this survey is found only in puma is the wah-wah sound, a very faint atonal sound similar to panting, until now not mentioned in the literature. This sound can also be observed in caracal, Asian golden cat, African golden cat, jaguarundi (Tonkin pers. comm.). There may be further species that can perform this vocalization.

11.3.4 Vocalizations of the hybrids

All three hybrids — tigon, leguar, leopon — have similar vocal repertoires. It is possible that the number of elements in these is smaller than in the parental species, but this reduction may also be due to the restricted time of observation and recording. The main vocalization in all three hybrids is a sequence of loud calls. This has a regular structure in the case of the leguar and a clear tendency towards regularity in the tigon and the leopon. In this respect, therefore, the tigon tends to resemble its maternal species, the lion, as the tiger does not have call sequences with a regular structure. Within their call series all three hybrids form those calls which are also the constituents of the equivalent regularly structured call sequences of their respective parental species.

The fact that there are no recordings of mews and main calls by any of the hybrids probably does not mean that they are incapable of them. The reason for the absence of prusten, puffing and sneezing sound or an equivalent vocalization is not clear; at least leopons could be expected to have an equivalent vocalization because of the strong structural resemblance between puffing and sneezing sound. It is also possible that in this case, too, restricted data are responsible for the gap. In comparison with their parental species, the hybrids generally speaking show intermediate characteristics in their vocalizations, although in several cases the tendency is for one parental type to predominate. This may be the maternal one in one characteristic and the paternal one in another as within the structured call sequence of the leguar.

Occasionally the hybrids may form calls in a configuration unknown in either of the parental species, e. g. the leopon, which may articulate a gasp following a grunt or a grunt before a main call with grunt-element.

Even as adult animals beyond their 6th year of life, leopons — recordings of the other hybrids at different developmental stages are lacking — show significant developmental changes in the composition and rhythm of their call sequences, becoming increasingly lion-like with age, whereas when younger they could form very leopard-like call sequences. The parental species have developed their structured call sequences in full species-specific form at the latest before their 5th year of age, and this then remains stable except for possible decay in very old age.

---

[7]) Recent analysis has proved the close structural relationship between puffing and the sneezing sound, and the two therefore can be put in one category as puffing. Details will be published elsewhere.

### 11.3.5 Ontogenesis of vocalization

The following results may be regarded as established although the development of the vocal repertoire is not fully documented in all species.

During the first months of life all species have an equivalent set of very few calls. During the first 2 or 3 weeks there is only one, though very variable type: bleating (SCHALLER 1972). This call seems to be the only one to disappear during later vocal development (if further analyses reveal bleating as a derivate of the mew only this special part of the mew-continuum would disappear), all the other calls and sounds — with structural alterations — remaining for the rest of the animal's life. The mew occurs probably in all species about the second or third week of life and from then on remains the predominant low-intensity call.

Gurgling in puma, prusten in snow leopard, clouded leopard, tiger and jaguar, sneezing sound in leopard and puffing in lion may already develop quite early (towards the end of the first month of life) and in some species undergo only minor structural changes until the animals are adult; probably the same applies to purring in puma and possibly further species.

About age class III/IV at least one new intense call develops and replaces bleating or intense mews. It is not yet absolutely clear whether bleating and mewing belong to the same graded system constituting an intensity-related call continuum, as main call and mew do in older animals.

The pitch of all calls declines with progressing age — after apparently rising for a period which varies according to species. The alteration of pitch is also different in the different species (Fig. 323). In the same species different types of calls at the same age normally have their frequencies with the highest amplitude in common, differences in pitch originate from differing frequency composition, especially higher ones, and differing relative intensity of higher and lower frequencies.

Except vocalizations specifically and exclusively associated with reproductive behaviour, most species show their full respective vocal repertoire towards the end of their first year of life. Exceptions may be the puma with its main call and the clouded leopard with its main call with grunt-element, but in both cases the present data do not allow a definite conclusion. Evident exceptions are jaguar, leopard and lion with their respective structured call sequence and its component calls: grunt, (separate grunt) and gasp.

The main call with grunt-element probably develops in all three species in AK IV, as it also does in the tiger. Separate grunts appear for the first time in AK V, the structured call sequences in their final form only thereafter about the third year of life; in the lion this may be even later. The order of ontogenetic development of (separate) grunts and the structured call sequence provides a strong ground for assuming that the formation of the former is one prerequisite for the ontogenetic and probably the phylogenetic development of the latter.

As a whole the findings of this investigation give further evidence that all elements of the species' respective vocal repertoire develop without learning from conspecifics and that the neural patterns regulating muscular activity during articulation of the different vocalizations are probably innate. Further results on probably species-specific differences in the ontogenesis of vocal repertoires and/or structures and conclusions about the mutual derivation of vocalizations during development demand a more extended collection of recordings for all species than is available at the moment.

### 11.3.6 The problem of homology

All vocalizations given the same name are homologous; additional spectrographic analysis on the basis of further recordings may prove homology between others, for example sneezing sound in leopard and puffing in lion.

The principle of this investigation with a purely structural comparison of vocalizations is

shown in the three following examples, which comprise only a part of the whole investigation on homology.

The main call with grunt-element is generally defined by the following criteria in all species that form this call: the beginning of the call is more tonal and sounds higher in pitch than the deeper throaty end, the grunt-element, with an internal fry audible in most cases; the grunt-element contains more high frequencies than the first part of the call. The frequency distribution is more tonal in the beginning and in most cases predominantly spectral in the grunt-element. The fry of the grunt-element shows a rhythmical change of intensity with alternating very short phases of higher and lower amplitude, each about 0,015 sec in duration, the number of each about 10. Both the fry and the spectral frequency distribution are not developed equally significantly in all species; they are most evident in leopard and lion. In all species the highest intensity of the call is reached at the moment the grunt-element starts when the air is also pressed out of the lungs with force.

Prusten has the following characteristics common to all species that form this sound: an atonal short snorting sound composed of several ($\leq 10$) coherent pulses divided by short phases of decreasing intensity. In all species each pulse can be divided into a basal one (laryngeal, frequencies mainly below 2 kHz) and another following slightly later with upper frequencies (nasal, frequencies up to and beyond 7 kHz). This structure varies in significance of the two elements from species to species. It is most evident in juvenile and adult clouded leopards. The evidence of this structure declines in juvenile and even more in adult tigers which may form prusten without any laryngeal, basal pulses at all, but consisting only of the nasal ones which merge almost totally. In adult jaguars this tendency is even stronger, but they can also still form prusten with weak basal, laryngeal pulses. As yet, recordings of prusten in juvenile jaguars are lacking.

It should be added that there are forms of prusten in jaguar in which the last pulse is almost totally separated from the preceding ones (Fig. 102), which may be an indication of the way in which the single pulses of sneezing sound in leopard and puffing in lion developed.

The statement that the mew (including the whistle of puma) and the main call are homologous is best documented by the various forms of the mew-component in the composite vocalization of female pumas during oestrus (Figs. 18—25). The mew-component in this composite vocalization (the other component is purring) shows a continuous transition from whistle-like (Figs. 18—20) to mew-like (Figs. 21—23) to main call-like structures (Figs. 24, 25), thus proving the homology of all three vocalizations according to the third criterion of homology. Arguing that way we agree with Bergmann (1972), who states that not all species of a related group generally retain all intermediate forms during their phylogenetic development but are restricted in their (communicative) behaviour to one or a few more stereotyped forms. For prusten a phylogenetic line of development can be established with the help of its structural alterations in the different species. It must be borne in mind that the phylogenetic development of a single characteristic in a related group of species does not necessarily reflect their phylogenetic relationship directly, as already stated by Schubert und Schubert (1969). As the various results on different vocalizations in the cat species surveyed are in complete accord with each other, we are sure that it is possible to draw conclusions from them concerning the systematics of the investigated species.

### 11.3.7 Discussion. Aspects of the systematics of the Felidae

As far as is known, mammalian vocalization is predominantly determined genetically in respect of its physical species-specific structural parameters and learning plays no or only a minor role (Marler 1963). According to Wickler (1965) this is one premise for the significance of behavioural characteristics in establishing the natural relationship between species. As there are several species in this investigation which have special calls or call sequences to bring the sexes together for mating, these vocalizations should be highly species-specific, too, at least where these species are sympatric (Marler 1957).

A comparison of the vocal repertoires of the seven species in this survey shows several groups which are separated from each other by slightly different repertoires, although within all groups there are species with overlapping composition of characteristics in one or more vocalizations. All species have an equivalent basic feline vocal repertoire. Even where some vocalizations differ, they have counterparts in the other species in most cases. There are few vocalizations which have no functional and/or structural equivalent in other species. A very well defined group consists of lion, leopard and jaguar which have a structured, species-specific call sequence, whereas the call series of all the other species are arhythmical and irregular in composition, which is a primitive characteristic (TEMBROCK 1960 b). These three species are also the only ones to articulate grunts, separate grunts and gasps.

The puma has a very peculiar vocal repertoire showing only some resemblance in the structure of its main call to that of the snow leopard (and possibly in purring to snow leopard and clouded leopard). There is strong evidence that the puma's vocalizations are similar to those of species of the genus *Profelis,* the golden cats.

Prusten is shared by snow leopard, clouded leopard, tiger and jaguar. The last species, however, though sharing this characteristic with the above-mentioned, actually belongs in one group with lion and leopard because the majority of its characteristics are in common with these. Although there is a strong resemblance between the vocal repertoires of tiger and clouded leopard, they should still be kept separate at the present stage of investigation. The snow leopard must also remain the sole member of its genus.

A structural comparison of the vocalizations confirms these results and in addition allows further specification. Within the group with structured call sequences lion and leopard are more closely related with each other than either is with the jaguar because of the evident structural affinity between sneezing sound and puffing compared with prusten in jaguar, the relative position of grunt and gasp to each other and the structural significance of fry in the grunts and in the grunt-element of the main call with grunt-element. The structural differences in prusten of the species that form this sound allow further differentiation. It shows an increasing merging of the high-frequency nasal pulses and a decreasing intensity of the basal laryngeal ones from clouded leopard to tiger to jaguar. Prusten in the snow leopard probably developed special characteristics at an early stage of the phylogenesis of this sound, as is shown by the relatively intense and widely separated nasal pulses and the intense basal laryngeal pulses that are very short and may be split into more than one per nasal pulse.

The coupling of several calls of the same type into one coherent articulation seems to be a primitive characteristic. In the main call this is restricted to puma, snow leopard, clouded leopard and tiger; jaguar and leopard cannot do this — the lion does not form this call. All species may link several mews into one call. Within the group with a main call with grunt-element (clouded leopard, tiger, jaguar, leopard, lion) probably only the clouded leopard can join two (or more ?) of these calls into one as an adult animal. In subadult animals of AK IV (and AK V ?) this characteristic seems to be more common; for the lion there are recordings with these forms.

Combining of prusten and mewing as sequent elements in one coherent articulation is found in juvenile and adult animals of all species that form this sound; whether there are species-specific differences in the occurrence of this characteristic is not yet evident. Obviously lions do not couple puffing and mews, nor the leopard mews with the sneezing sound. The puma can combine whistles or mews with gurgling in one coherent vocalization.

Another field of evidence for the discussion of the systematics of the Felidae is the ontogenesis of vocalization. Here again the results confirm and specify those already drawn in other contexts.

The recordings available indicate that prusten in juvenile animals follows the same line of development as in adults. In the tiger a transposition of the main intensity takes place

from the basal, laryngeal pulses to the high-frequency nasal ones during the ontogenesis of this species (in juveniles about 3—4 months old), thus reflecting the overall interspecific line of development in this vocalization.

Young tigers of age class III/IV form main calls (Figs. 243—245) that very closely resemble in structure the equivalent calls of adult pumas and snow leopards.

The species with structured call sequences — jaguar, leopard and lion — do not form grunts, separate grunts and vocalized gasps before their second year of life, the call sequences being performed in full species-specific composition and rhythm only after that. All calls other than those specifically and exclusively associated with reproductive behaviour are structurally fully developed before the end of the first year of life — developmental changes thereafter particularly occur in frequency composition. The main call of the puma and the main call with grunt-element of the clouded leopard may be exceptions but on the basis of the recordings available for analysis at present this cannot be stated with certainty.

All these arguments give rise to the following conclusions on the systematics of the felids: The genus *Panthera* should comprise only jaguar *(Panthera onca),* leopard *(Panthera pardus)* and lion *(Panthera leo).* Within this genus leopard and lion are more closely related to each other than either is to the jaguar (cf. LEYHAUSEN 1950).

There are several strong points for excluding the tiger from this genus, as already argued by HEMMER (1966) and LEYHAUSEN (1950, 1973). At the present stage of investigation both clouded leopard *(Neofelis nebulosa)* and snow leopard *(Uncia uncia)* should each remain the only member of its respective genus. Although the tiger shows significant affiliation with the clouded leopard in its vocal characteristics it is at the moment still kept separate from the genus *Neofelis.* The decision whether to include the tiger in this is postponed until further evidence from other fields of investigation, such as morphology, behaviour, karyology etc., have also been considered.

The puma *(Puma concolor)* deserves a genus of its own; further research is likely to confirm a close relationship with the genus *Profelis* (cf. LEYHAUSEN 1973).

### 11.3.8 General bioacoustic aspects

TEMBROCK (1960 b, 1967, 1971) has presented some general considerations on animal vocalization derived from his research in mammals. The results of this investigation in cats allow some additional thoughts for a revision of his solely structurally defined criteria for the classification of animal vocalizations. A division between short (shorter than 0,5 sec) and long (longer than 0,5 sec) calls is not useful, as is shown by the forms of mews and main calls which, when coupled together or elongated, can form calls of several seconds' duration, although a single call may be shorter than 0,5 sec.

The group of mixed/superposed vocalizations should be divided into one category in which two (or more ?) different forms are uttered simultaneously, and another in which two (or more ?) different forms are articulated alternately during the same coherent vocalization with only short phases of superposition and a variable proportion of the duration of the whole vocalization; transitions from one category to the other are possible.

There is a further category of vocalizations consisting of two different forms in arbitrary succession but containing only one element of each and superposed only slightly in a short transitional zone. This sort of coupling is known only in special calls or sounds in the various species, for example whistle/mew and gurgling in puma or mew and prusten in clouded leopard.

A further structural characteristic not mentioned by TEMBROCK (l. c.) with all possible forms is the change of internal pitch of a vocalization caused by an alternating frequency range within a call, by a change of relative intensity within a constant frequency range or by a pitch change within partials or by a combination of two or all three of these.

TEMBROCK (1967, 1971) tries to establish general structural characteristics for, as he called it, "affin"(inter-individual attracting) and "diffug" (inter-individual repelling) vocaliza-

tions in relation to their function. As already mentioned earlier a functional definition of calls or sounds faces great difficulties; moreover there are vocalizations, such as the structured call sequences of jaguar, leopard and lion, whose function may differ according to the motivation of the calling and the hearing individual.

Tembrock (l. c.) gives the following criteria for "affin" vocalizations at short and long distance: tendency towards tonal structure; not starting with full intensity; tendency towards (rhythmical) repetition. "Diffug" vocalizations at short distances have these characteristics: short; starting with high amplitude; relatively high intensity; broad frequency range with atonal composition; no rhythmical repetition.

If these characteristics were generally valid the sneezing sound of leopard would obviously have to be classified as a "diffug" vocalization although its function is just the opposite. Some vocalizations confirm only certain of these function-correlated parameters as established by Tembrock (l. c.), while others show just the opposite tendency. For example, prusten has a completely atonal frequency distribution in spite of its obvious "affin" function.

We do not think it possible to give general criteria for structural characteristics of a mammalian vocalization in relation to its function which enable one to predict structural parameters from the known function of a vocalization and vice versa. There are, however, examples of vocalizations in birds (Marler 1959) in which the relationship between structure and function is well established.

At the moment it is impossible to correlate structure and function of a vocalization in the species of this survey under a generally valid aspect.

### 11.4 Introduction to figures and tables

Most of the vocalizations are figured in two displays, first (e. g. 1 a) "contour (quantize)/WB" and second (e. g. 1 b) "normal/NB". Vocalizations in the same display within the same figure (95 b ∓ 95 c) follow each other with their original interval; all the others are mounted sequentially into the time scales. In the contour spectrograms frequencies of equal relative intensity level lie within areas of equal shading level, each of the maximally 8 levels (the darkest one representing the relatively highest amplitude) comprising a 6 dB interval. Different shading levels (in grade of darkness) in the different figures result from the several sequent steps of copying the original spectrograms for publication, and do not reflect differences in intensity. Differences in the frequency range of the same vocalization in the two displays are also due to this effect.

The diagrams of the structured call sequences of jaguar, leopard, lion and leguar and those of the call series of tigon and leopon show the following parameters: duration of calls (black bars), duration of pause between two calls (white bars) in their original sequence, relative intensity level of the calls (dashed line). For leopard and leguar the diagram is split, showing in the upper diagram the duration and the relative intensity level of the inspirative vocalized gasps, articulated in the pauses between the expirative grunts, the bottom one giving the above mentioned parameters for the other calls and the pauses between the grunts (neglecting the gasps).

Before the figures of the vocalizations of each species there is a table showing their main structural characteristics. This follows the same pattern in all species and an English glossary is given below.

General scheme of the tables for the description of vocalizations in this investigation (the same in all species and the hybrids)

| Characteristic | Abbreviations |
| --- | --- |
| articulation (Lauterzeugung) | k- laryngeal/oral; n- nasal |
| phase of respiration (Atemphase) | ex- expirative; in- inspirative |
| relative intensity (relative Intensität) | g- low; m- medium; h- high |
| internal changes in intensity (interner Intensitätswechsel) | rh- rhythmical |
| duration [sec] (Lautdauer) | |
| coupling (Kopplung) | |
| repetition (Reihung) | ar- arhythmical; rh- rhythmical |
| duration of pauses between rhythmically sequent calls [sec] (Pausendauer) | |
| syllabic structure (Silbigkeit) | |
| frequency range [kHz, kc/s] (Frequenzbereich) | |
| main frequencies [kHz] (Grundanteile) | |
| frequencies with highest amplitude [kHz] (maximale Intensitäten) | |
| distribution of frequency components (Frequenzverteilung) | kl- tonal; sp- spectral |
| pitch-change within partial (Tonhöhenwechsel in Formante) | |
| remarks (Bemerkungen) | |

## 11.5 Register of tables

## 11.6 Table of signs and abbreviations

General:

(I) — recording was done inside a building therefore minor structural alterations because of the echo esp. in respect of duration must be kept in mind

d — days; Wo — weeks; Mo — months

+ — characteristic fully developed

(+) — characteristic seldom or only weakly developed

— — characteristic not developed or not applicable

? — characteristic and/or its structure unclear or questionable

↓ — regular alteration of a characteristic in the direction of the arrow

< — smaller than or below

> — greater than or above

Table 1:

I — number of individuals

A — number of recordings (nearly all recordings contain more than one vocalization)

w — female

m — male

u — sex undetermined

ges — total number

AK I—VI — age classes I—VI

Table 12:

+ — vocalization developed

(+) — seldom

+? — probably developed

+* — incipient development

(—) — possibly developed

—? — probably not developed

— — not developed

## 11.7 Register of figures

| Fig. (Abb.) No. | Species | Vocalization |
|---|---|---|
| 95 b—g | | grunts with gradual structural change from tonal structure to spectral frequency distribution with fry |
| 95 h | | series of grunts with increasingly spectral frequency distribution |
| 96 | | series of grunts, each with following gasp |
| 97 | | main call with grunt-element and following grunt |
| 98 | | main call with grunt-element and several following grunts at the beginning of a structured call sequence |
| 99 | | fully rhythmical series of grunts |
| 100—102 | | prusten (No. 102 with last pulse almost completely separated from the preceding ones) |
| 103, 104 | | diagrams of structured call sequences |
| 105—108 | Leopard | mew |
| 109—111 | | main call |
| 112 | | main call with grunt-element |
| 113 | | main call with grunt-element and separate grunt following it |
| 114, 115 | | short sequence of grunts and gasps |
| 116, 118 | | separate grunts (No. 118 elongated form) |
| 117 | | beginning of structured call sequence with main call with grunt-element and grunts and gasp |
| 119 | | gasps and grunts in a rhythmical series |
| 120—122 | | sneezing sound |
| 123—125 | | diagrams of structured call sequences |
| 126—130 | Lion | mew |
| 131—139 | | main call with grunt-element (No. 135 transitional call, No. 136 with initial fragment, Nos. 137—139 showing progressive merging of initial fragment and main component of the call) |

| Fig. (Abb.) No. | Species | | Vocalization |
|---|---|---|---|
| 140—142 | | | grunts (No. 140 in rhythmical sequence) |
| 143, 144 | | | diagrams of structured call sequences |
| 145—152 | Tigon | | main call with grunt-element (No. 151 transitional call) |
| 153, 154 | | | grunt |
| 155, 156 | | | diagrams of call series |
| 157 | Leguar | | grunts, each with subsequent gasp |
| 158 | | | grunts and gasps in rhythmical sequence |
| 159, 160 | | | diagrams of structured call sequences |
| 161—163 | Leopon | | main call with grunt-element |
| 164, 165 | | | gasp and subsequent grunt |
| 166, 167 | | | gasp and subsequent main call with grunt-element |
| 168, 169 | | | diagrams of call series |
| b) juvenile animals | | AK | |
| 170—172 | Puma | I | bleating |
| 173—182 | | II | whistle |
| 183—189 | | III | whistle |
| 190—194 | | IV | whistle |
| 195 | | IV | purring |
| 196—198 | Clouded leopard | II | bleating |
| 199—205 | | III | mew (No. 205 coupled form) |
| 206—209 | | IV | mew |
| 210, 211 | | V | mew |
| 212 | | III | prusten |
| 213, 214 | | IV | prusten coupled with mew |
| 215—218 | Snow leopard | III | bleating (No. 218 intermediate form with mew) |
| 219, 220 | | III | mew |
| 221, 222 | | V | mew |
| 223—228 | | V | main call |
| 229—233 | Tiger | I | bleating |
| 234—236 | | II | bleating (No. 236 intermediate form with mew) |

| Fig. (Abb.) No. | Species | AK | Vocalization |
|---|---|---|---|
| 237 | | II | mew |
| 238—240 | | III | bleating (No. 240 intermediate form with mew) |
| 241, 242 | | III | mew |
| 243—245 | | III | main call (No. 245 coupled form) |
| 246—248 | | IV | mew |
| 249, 250 | | IV | main call with grunt-element |
| 251, 252 | | V | mew (No. 252 coupled form) |
| 253 | | II | prusten |
| 254 | | III | prusten |
| 255, 256 | Jaguar | I | bleating |
| 257, 258 | | II | bleating |
| 259—262 | | III | bleating (Nos. 260—262 intermediate forms with mew) |
| 263, 264 | | III | mew (No. 264 coupled form) |
| 265, 266 | | V | mew |
| 267—270 | | V | main call with grunt-element (No. 267 with incipient grunt-element) |
| 271 | | V | main call with grunt-element with following separate grunt |
| 272—274 | Leopard | I | bleating |
| 275 | | I | intermediate form bleating/mew |
| 276—278 | | I | mew |
| 279—281 | | II | bleating (No. 280 intermediate form with mew) |
| 282 | | II | mew |
| 283—287 | | III | mew (No. 287 clear tonal form) |
| 288 | | V | mew |
| 289—292 | Lion | I | bleating |
| 293—297 | | II | mew |
| 298—309 | | III | mew (showing the variability in form of this call in juvenile lions from tone [No. 301] to noise [No. 299] and all bipartite stages [Nos. 304—308]) |
| 310—313 | | IV | mew (different bipartite stages) |
| 314—317 | | IV | main call with grunt-element |
| 318—320 | Leopon | IV | mew |
| 321, 322 | | IV | main call |

323 Frequencies of highest amplitude in the calls of a) puma, b) tiger, c) lion during vocal development in their first year of life

324 Vocalizations and their relative intensity in the course of ontogenesis

## 12. Summary


1. A survey of the vocal repertoires of puma *(Puma concolor)*, clouded leopard *(Neofelis nebulosa)*, snow leopard *(Uncia uncia)*, tiger *(Panthera tigris)*, jaguar *(Panthera onca)*, leopard *(Panthera pardus)* and lion *(Panthera leo)*, excluding all vocalizations specific to agonistic behaviour (spitting, hissing etc.), reveals some identical composition but also significant differences in occurrence and structure of special vocalizations among these species. It is possible to group several species together according to the concordance of these vocal characteristics. Within different groups there is at least one species in each which, although clearly belonging to one group, has some similarities in vocalization with species in another.
   There is no evidence for the supposition of Pocock (1916) that there is a relationship between the vocalization of a cat species and the morphology of its hyoidean apparatus. Furthermore the body size of a cat species is no direct clue to the pitch of its vocalizations.
2. All vocalizations are defined according to their structural parameters, which are described in detail.
3. All vocalizations given the same name in the same and in different species are homologous in structure. There are several vocalizations named differently at the moment which further recording and analysis may also show to be homologous.
4. All species form the mew, which is common amongst the Felidae and probably constitutes the origin of all call-like vocalizations from low to high intensity in this family.
5. The mew and its intense form, the main call, are homologous, belonging to the same graded system of calls. Probably further systems, which are similar to it or extended by the integration of new structural elements, also exist.
6. The hybrids tigon (parental species: ♂ tiger × ♀ lion), leguar (parental species: ♂ leopard × ♀ jaguar) and leopon (parental species: ♂ leopard × ♀ lion) may have vocal repertoires with a reduced number of elements compared with those of their respective parental species, but this result is not yet fully established on the basis of the tape recordings available for analysis at present. The vocalizations of the hybrids generally show intermediate structural characteristics in comparison to those of their respective parental species. Other characteristics are more similar to only one of them. Within the same vocalization one structural characteristic may reflect one parent and another the other. Some hybrids form calls in an arrangement not found in either of the parental species but in another species related to these. The vocalizations of the hybrids are homologous to those of their respective parental species and the others in this survey.
7. All vocalizations occurring during ontogenetic development which are given the same name are homologous, and the same applies to the equivalent vocalizations of the adult animals.
8. Ontogenesis of vocal behaviour follows a general pattern in all species in this survey. During the first weeks of life there is only one predominantly intense and atonal call, bleating. About the second or third week the tonal mew (including whistle in puma) develops as a low intensity call. Bleating does not occur after the end of the first six months — in some species even earlier — when it is replaced by other high intensity calls.
9. The group of sounds comprising gurgling (puma), prusten (snow leopard, clouded leopard, tiger, jaguar), sneezing sound (leopard) and puffing (lion) probably develops before the end of the first month of life and in some species undergoes only minor structural changes until the animals are adult.
10. During vocal development all calls undergo a similar drop in pitch after a short rise in it during the first weeks of life. These changes are absolutely and relatively different

among the species in this survey. Other vocalizations undergo a similar but less significant change in pitch.

11. By the end of the first year of life all vocalizations except those specific to reproductive behaviour are developed, although there is lack of evidence concerning one call each in puma and clouded leopard. Jaguar, leopard and lion are significant exceptions in this respect because they do not form their vocalizations grunt, separate grunt, vocalized gasp and the structured call sequence before their second year, the structured call sequence in its full rhythmical form probably only after the end of the second year when these calls constituting it are developed. Separate grunts first occur about the first half of the second year and therefore can be regarded as a prerequisite for the development of grunts and the structured call sequence mainly built up of grunts.
12. There are strong arguments for the assumption that all vocalizations are innate in their species-specific structure, i. e. in addition to the morphology of the vocal apparatus the neuromotoric processes underlying articulation are laid down in the genotype. Learning may play a role in the final development of individual-specific rhythm and/or composition of the structured call sequences in jaguar, leopard and lion. Probably all vocalizations have individual-specific characteristics in respect of frequency composition and in particular relative intensity distribution within the frequency composition. With the method of analysis applied in this survey these two parameters cannot be established with satisfactory accuracy.
13. Some vocalizations, such as prusten, show a clear line of differentiation when the species forming this sound are compared. Similar structural relationship among further vocalizations not correlated structurally and functionally with each other and the different composition of the respective vocal repertoires in the species in this investigation allow their grouping according to the level of concordance in this complex of characteristics, including ontogenetic development. Within each group there is at least one species which in the composition of its characteristics is related to other species in another group. All results from different sources of evidence in this survey on vocalization are consistent in respect of the systematic relationship of the species.
14. The genus *Panthera* Oken, 1816 should comprise only the species jaguar *(Panthera onca)*, leopard *(Panthera pardus)* and lion *(Panthera leo)*. Within this genus leopard and lion are more closely related to each other than either is to the jaguar. The composition of characteristics in the vocalization of the tiger is so different from these three species that it should not be kept in the same genus with them. Its definitive systematic status is not yet clear. Clouded leopard *(Neofelis nebulosa)* and snow leopard *(Uncia uncia)* must each remain the only species in its respective genus. The clouded leopard shows close relationship with the tiger in its vocalization, while the snow leopard has similarities both with these two species and with the puma. The vocalization of the puma *(Puma concolor)* differs so significantly from all the other species in this survey except the snow leopard that it cannot be grouped with any of them; there are, however, evident similarities with smaller felids of the genus *Profelis*.
    A definitive systematic scheme of the Felidae is not given here because, in addition to the results of this survey on vocalization, others from morphology, behaviour and other fields of investigation must be incorporated if a reasonable three-dimensional family tree is to be produced.
15. The vocalizations described in this investigation make it clear that there is no general and unequivocal relationship between their structure and their function.

## 13. Literaturverzeichnis


ADAMSON, J. 1960: Born Free. London.

ALEXANDER, R. D. 1962: Evolutionary change in cricket acoustical communication. Evolution **16**, 443—467.

— — 1968: Communication in arthropods. In: SEBEOK, T. A. (ed.): Animal Communication. Bloomington and London. 167—216.

ANDREW, R. J. 1963 a: The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. Behaviour **20**, 1—109.

— — 1963 b: Trends apparent in the evolution of vocalization in the old world monkeys and apes. Symp. Zool. Soc. London **10**, 89—101.

ATZ, J. W. 1970: The application of the idea of homology to behavior. In: ARONSON, L. R., TOBACH, E., LEHRMAN, D. S., and J. S. ROSENBLATT (eds.): Development and Evolution of Behavior. San Francisco. 53—74.

BAERENDS, G. P. 1958: Comparative methods and the concept of homology in the study of behaviour. Arch. Néerl. Zool. **13**, 1. Suppl., 401—417

BAIKOV, N. 1925: Mantschurskij Tigr. Obschtschestwo Isutschenija mantschurskogo kraja, Sekzija Estestwosnanuja, 1—18.

BARTHOLOMEW, G. A. and N. E. COLLIAS 1962: The role of vocalization in the social behaviour of the northern elephant seal. Anim. Behav. **10**, 7—14.

BERGMANN, H.-H. 1972: Eine vergleichende Untersuchung von Alarmrufen mediterraner Grasmückenarten *(Sylvia cantillans, S. conspicillata, S. undata, S. melanocephala).* Z. Tierpsychol. **30**, 113—131.

BLAIR, W. F. 1963: Acoustic behaviour of amphibia. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 694—708

— — 1968: Communication in amphibians and reptiles. In: SEBEOK, T. A. (ed.): Animal Communication. Bloomington and London. 289—310

— — and M. J. LITTLEJOHN 1960: Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs *(Pseudacris).* Evolution **14**, 82—87.

BLANFORD, W. 1888—1891: The Fauna of British India: Mammalia. London.

BOGERT, C. M. 1960: The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In: LANYON, W. E. and W. N. TAVOLGA (eds.): Animal Sounds and Communication. Washington, D. C., 137—320.

BREHM, A. 1915: Tierleben. 4. Aufl. Hrsg. O. ZUR STRASSEN, neubearb. von L. HECK und M. HILZHEIMER. 12. Bd. Säugetiere III. Leipzig und Wien.

BREMOND, J. C. 1963: Acoustic behaviour of birds. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 709—750.

CARPENTER, C. R. 1934: A field study of the behavior and social relations of the howling monkeys *(Alouatta palliata).* Comp. Psychol. Monogr. **10**, 1—168.

— — 1940: A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon *(Hylobates lar).* Comp. Psychol. Monogr. **16**, 1—212

COOPER, J. B. 1942: An exploratory study on African lions. Comp. Psychol. Monogr. **17**, 1—48.

CORBETT, J. 1949: Menschenfresser — Erlebnisse eines Tigerjägers. Zürich.

CRANDALL, L. S. 1964: The Management of Wild Mammals in Captivity. Chicago and London.

DENIS, A. 1964: Cats of the World. Paulton (Somerset) and London.

DUMORTIER, B. 1963: Ethological and physiological study of sound emissions in arthropoda. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 583—654.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1967: Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. 2. Aufl. München.

EISENBERG, J. F. 1974: The function and motivational basis of hystricomorph vocalizations. Symp. Zool. Soc. London **34**, 211—247.

— — and M. LOCKHART 1972: An Ecological Reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. Smithsonian Contributions to Zoology, **101**.

EPPLE, G. 1968: Comparative studies on vocalization in marmoset monkeys (Hapalidae). Folia primat. **8**, 1—40.

EWER, R. F. 1973: The Carnivores. London.

FABER, A. 1953: Ausdrucksbewegungen und besondere Lautäußerungen bei Insekten als Beispiel für eine vergleichend-morphologische Betrachtung der Zeitgestalten. Zool. Anz., Suppl., **16**, 106—115

FELLNER, K. 1968: Erste natürliche Aufzucht von Nebelpardern *(Neofelis nebulosa)* in einem Zoo. Der Zool. Garten (NF) **35**, 105—137.

FRUEH, R. J. 1968: A note on breeding snow leopards *(Panthera uncia)* at St. Louis Zoo. Int. Zoo Yearbook **8**, 74—76.

GOSSOW, H. 1970: Vergleichende Verhaltensstudien an Marderartigen I. Über Lautäußerungen und zum Beuteverhalten. Z. Tierpsychol. **27**, 405—480.

GRAY, A. P. 1954: Mammalian Hybrids. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal.

GUGGISBERG, C. A. W. 1960: Simba — eine Löwenmonographie. Bern und Stuttgart.

HAAS, G. 1958: 24-Stunden-Periodik von Großkatzen im Zoologischen Garten. Säugetierkundl. Mitt. **6**, 113—117.

HÄRTEL, R. 1975: Zur Struktur und Funktion akustischer Signale im Pflegesystem der Hauskatze *(Felis catus* L.). Biol. Zbl. **94**, 187—204.

HALTENORTH, Th. 1936: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander I. Z. Säugetierkde. **11**, 32—105.

— — 1937: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander II. Z. Säugetierkde. **12**, 97—240.

HEMMER, H. 1966: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen *(Pantherinae)* Teil I. Veröff. Zool. Staatssamml. München **11**, 1—121.

— — 1968: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen *(Pantherinae)* Teil II: Studien zur Ethologie des Nebelparders *Neofelis nebulosa* (Griffith 1821) und des Irbis *Uncia uncia* (Schreber 1775). Veröff. Zool. Staatssamml. München **12**, 155—247.

HINDE, R. A. 1956: The behaviour of certain cardueline $F_1$ interspecies hybrids. Behaviour **9**, 202—213.

— — 1969 (ed.): Bird Vocalizations in Relation to Current Problems in Biology and Psychology. London.

HÖRMANN-HECK, S. VON 1957: Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden *(Gryllus campestris* L. ~ *Gryllus bimaculatus* de Geer). Z. Tierpsychol. **14**, 137—183.

HUFF, J. N. and E. O. PRICE 1968: Vocalisations of the least weasel, *Mustela nivalis.* J. Mammal. **49**, 548—550.

HUNSAKER, D. and T. C. HAHN 1965: Vocalization in the South American tapir, *Tapirus terrestris.* Anim. Behav. **13**, 69—74.

JACOBS, W. 1953: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Beih. 1, Z. Tierpsychol., Berlin und Hamburg.

KILEY, M. 1972: The vocalizations of the ungulates, their causation and function. Z. Tierpsychol. **31**, 171—222.

KLEIMAN, D. G. 1974: The estrous cycle in the tiger *(Panthera tigris).* In: EATON, R. L. (ed.): The World's Cats. vol. II: Biology, Behavior, and Management of Reproduction. Seattle. 60—75.

LADE, B. I. and W. H. THORPE 1964: Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. Nature **202**, 366—368.

Lamprecht, J. 1970: Duettgesang beim Siamang, *Symphalangus syndactylus* (Hominoidea, Hylobatinae). Z. Tierpsychol. **27**, 186—204.

Leyhausen, P. 1950: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden, mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. Z. Tierpsychol. **7**, 46—83.

— — 1956: Das Verhalten der Katzen (Felidae). Handb. Zool. **8**, 10 (21), 1—34. Berlin.

— — 1973: Verhaltensstudien an Katzen. Beih. 2, Z. Tierpsychol., 3. Aufl., Berlin und Hamburg.

Littlejohn, M. J. 1959: Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). Evolution **13**, 452—468.

Lorenz, K. 1958: The evolution of behavior. Sci. Amer. **199**, 67—78.

Marler, P. 1957: Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behaviour **11**, 13—39.

— — 1959: Developments in the study of animal communication. In: Bell, P. R. (ed.): Darwin's Biological Work. London. 150—206.

— — 1963: Inheritance and learning in the development of animal vocalizations. In: Busnel, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 228—243.

Marma, B. B. and V. V. Yunchis 1968: Observations on the breeding, management, and physiology of snow leopards *(P. uncia uncia)* at Kaunas Zoo from 1962 to 1967. Int. Zoo Yearbook **8**, 66—74.

Mazak, V. 1965: Der Tiger. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 356. Wittenberg Lutherstadt.

Meissner, K. 1976: Homologieforschung in der Ethologie. Jena.

Perdeck, A. C. 1958: The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers *(Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus* L.). Behaviour **12**, 1—75.

Pocock, R. I. 1916: On the hyoidean apparatus of the lion *(F. leo)* and related species of the Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 8th series, **18**, 222—229.

— — 1917: The classification of existing Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 8th series, **20**, 329—350.

Rabb, G. B. 1959: Reproductive and vocal behavior in captive pumas. J. Mammal. **40**, 616—617.

Remane, A. 1952: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig.

Reschke, B. 1960: Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden. Zool. Inst. d. Humboldt-Univ. Berlin, Diplomarbeit (unveröffentl.).

— — 1966: Vergleichende Untersuchungen an Lautfolgen der Pantherinen. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-Nat., **15**, 499—505.

Rowell, T. E. and R. A. Hinde 1962: Vocal communication by the rhesus monkey *(Macaca mulatta)*. Proc. Zool. Soc. London **138**, 279—294.

Sankhala, K. S. 1967: Breeding behaviour of the tiger *(Panthera tigris)* in Rajasthan. Int. Zoo Yearbook **7**, 133—147.

Schaller, G. B. 1967: The Deer and the Tiger — A Study of Wildlife in India. Chicago and London.

— — 1972: The Serengeti Lion — A Study of Predator-Prey Relations. Chicago and London.

Schenkel, R. 1966: Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern — am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. **23**, 593—626.

Schneider, K. M. 1932: Das Flehmen III. Der Zool. Garten (NF) **5**, 200—226.

— — 1959: Zum Zahndurchbruch des Löwen *(Panthera leo)* nebst Bemerkungen über das Zahnen einiger anderer Großkatzen und der Hauskatze *(Felis catus)*. Der Zool. Garten (NF) **22**, 240—361.

Schubert, G. und M. Schubert (1969): Lautformen und verwandtschaftliche Beziehungen einiger Laubsänger *(Phylloscopus)*. Z. Tierpsychol. **26**, 7—22.

Simpson, G. G. 1945: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, I—XVI, 1—350.

Staněk, V. J. 1956: Simba, das Löwenjunge. Prag.

Struhsaker, T. T. 1967: Auditory communication among vervet monkeys *(Cercopithecus aethiops)*. In: Altmann, S. A. (ed.): Social Communication among Primates. Chicago and London. 281—324.

Tembrock, G. 1960 a: Homologie-Forschung an Caniden-Lauten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Münster/Westf. 1959. Leipzig, Zool. Anz., Suppl. **23**, 320—326.

— — 1960 b: Struktur- und Homologie-Probleme bei Lauten höherer Wirbeltiere. In: Forschen und Wirken Bd. II, Festschrift zur 150-Jahr-Feier der Humboldt-Universität zu Berlin, 329—352.

— — 1962: Methoden der vergleichenden Lautforschung. In: Symposium theriologicum, Brno 1960. Praha. 329—338.

— — 1963 a: Acoustic behaviour of mammals. In: Busnel, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 751—786

— — 1963 b: Probleme der Stammesgeschichte der Lautgebung. Biol. Rdsch. **1**, 97—104.

— — 1965: Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität von Lautäußerungen bei Säugetieren. Z. Säugetierkde. **30**, 257—273.

— — 1966: Probleme der Lautgestaltung bei höheren Wirbeltieren. Milu **2**, 133—149.

— — 1967: Probleme der Phylogenie der Lautgebung der Säugetiere. Zool. Beitr. (NF) **13**, 409—439.

— — 1968: Communication in land mammals. In: Sebeok, T. A. (ed.): Animal Communication. Bloomington and London. 338—404.

— — 1970: Bioakustische Untersuchungen an Säugetieren des Berliner Tierparkes. Milu **3**, 78—96.

— — 1971: Biokommunikation. Berlin.

Theberge, J. B. and J. B. Falls 1967: Howling as a means of communication in timber wolves. Amer. Zool. **7**, 331—338.

Thielcke, G. 1970: Vogelstimmen. Berlin, Heidelberg und New York.

Thorpe, W. H. 1961: Bird Song: The Biology of Vocal Communication and Expression in Birds. London.

Trendelenburg, F. 1950: Einführung in die Akustik. 2. Aufl. Berlin, Göttingen und Heidelberg.

Ulmer, F. 1966: Voices of the Felidae. Int. Zoo Yearbook **6**, 259—262.

Verberne, G. 1970: Beobachtungen und Versuche über das Flehmen katzenartiger Raubtiere. Z. Tierpsychol. **27**, 807—827.

Vincent, F. 1963: Acoustic signals for auto-information or echolocation. In: Busnel, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 183 bis 227.

Walther, F. 1963: Über die Möglichkeiten der Verhaltensforschung in Tiergärten. Säugetierkundl. Mitt. **11**, 62—68.

Weigel, I. 1961: Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Sicht. Säugetierkundl. Mitt. **9**, Sonderheft, 1—120.

Wickler, W. 1961: Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool. **13**, 303—365

— — 1965: Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. Naturwiss. **52**, 441—444.

— — 1967: Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hrsg.): Die Evolution der Organismen. 3. Aufl. Bd. I. Stuttgart. 420—508.

Winter, P., Ploog, D. W., and J. Latta 1966: Vocal repertoire of the squirrel monkey *(Saimiri sciureus)*, its analysis and significance. Exper. Brain Res. **1**, 359—384.

Wolff, P. H. 1969: The natural history of crying and other vocalizations in early infancy. In: Foss, B. M. (ed.): Determinants of Infant Behaviour. vol. IV. London. 81 bis 109.

Wolter, B. und H.-M. Linke 1967: Vergleichende Untersuchungen der Lautgebung von Feliden unter besonderer Berücksichtigung der Ontogenese. Zool. Inst. d. Humboldt-Univ. Berlin, Staatsexamensarbeit (unveröffentl.).

Würdinger, I. 1970: Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäußerungen bei vier Gänsearten *(Anser indicus, A. caerulescens, A. albifrons* und *Branta canadensis).* Z. Tierpsychol. **27**, 257—302.

Young, S. P. and E. A. Goldman 1946: The Puma, Mysterious American Cat. Amer. Wildlife Inst., Washington, D. C.

Zarapkin, S. 1939: Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung der Großkatzen zueinander. Z. Säugetierkde. **14**, 220—224.

Zimen, E. 1971: Wölfe und Königspudel — vergleichende Verhaltensbeobachtungen. München.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Gustav Peters
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Arbeitsgruppe Wuppertal
Boettingerweg 37
5600 Wuppertal — BRD

Angenommen am 6. November 1977

## 14. Abbildungen und Tabellen

### Vorbemerkung

Nahezu alle Lautformen sind in zwei Darstellungsweisen, zuerst „contour (quantize)"/WB (s. Abb. 1 a) und dann „normal"/NB (s. Abb. 1 b), abgebildet. Lautelemente in der gleichen Darstellungsweise innerhalb derselben Abbildung (Abb. 95 b ≠ Abb. 95 c) folgen in ihrem ursprünglichen zeitlichen Abstand aufeinander, ansonsten sind die Laute fortlaufend in die Koordinatensysteme einmontiert.

Die relative Intensitätsabstufung der Frequenzanteile innerhalb eines Lautes geben im „quantize display" die Konturflächen unterschiedlicher Graustufe wieder. Die einzelnen Intensitätsniveaus umfassen jeweils ein Intervall von 6 dB, bei maximaler Aussteuerung lassen sich 8 solcher Niveaus erfassen. Bisweilen ergeben sich unterschiedliche relative Graustufen in den verschiedenen Lautspektrogrammen durch das mehrfache Umkopieren für die Herstellung der Abbildungen, diese Unterschiede besagen nichts über das Intensitätsverhältnis der Laute.

Teilweise ergeben sich ebenso Unterschiede in der abgebildeten Frequenzzusammensetzung desselben Lautes zwischen den beiden Darstellungsweisen, auch dies ist auf das mehrfache Umkopieren zurückzuführen. In den Rufreihendiagrammen sind die Ruf- und Pausenlängen sowie die relativen Intensitätsstufen der Einzelrufe erfaßt. Die Rufe sind als schwarze, die zwischen ihnen liegenden Pausen als weiße Säulen dargestellt, die Intensitätsstufen der Rufe sind zu einem Graph des Intensitätsverlaufs innerhalb der Rufreihe im selben Koordinatensystem zusammengestellt. Beim Leopard und beim Leguar sind im unteren Koordinatensystem in dieser Weise (der einleitende Hauptruf mit Nachstoßelement und) die Nachstoßer mit den dazwischenliegenden Pausen dargestellt, im oberen entsprechend in diesen Pausenräumen die Vorstoßer.

Vor den Abbildungen der Lautformen einer Art befindet sich jeweils eine tabellarische Zusammenstellung mit deren wichtigsten Strukturmerkmalen.

### Zeichenerklärung

| | | |
|---|---|---|
| (I) | : | Innenaufnahme<br>(Das abgebildete Lautspektrum zeigt einen Laut, der innerhalb eines geschlossenen Raumes [Gebäudes] aufgezeichnet wurde; daher sind geringfügige strukturelle Veränderungen aufgrund des Halleffektes zu bedenken.) |
| + | : | Merkmal ausgebildet |
| (+) | : | Merkmal nur schwach oder selten ausgebildet |
| —? | : | Merkmal wahrscheinlich nicht ausgebildet |
| — | : | Merkmal nicht vorhanden bzw. nicht anwendbar |
| ? | : | keine Aussage zur Merkmalsausprägung möglich |
| ↓↘ | : | regelmäßige Veränderung eines Merkmals in Pfeilrichtung |
| < | : | kleiner als bzw. unterhalb von |
| > | : | größer als bzw. oberhalb von |

## Abkürzungsverzeichnis

1. Atmungsphase:
   ex — exspirativ; in — inspirativ
2. Frequenzverteilung:
   kl — klangartig; sp — spektral
3. interner Intensitätswechsel:
   rh — rhythmisch
4. relative Intensität:
   g — gering; m — mittel; h — hoch
5. Lauterzeugung/-ausformung:
   k — kehlig/oral; n — nasal
6. Lautformen:
   Cop — spezifische Lautformen im Zusammenhang der Kopula
   G — Gurren
   H — Hauptruf
   Hm — Hauptruf mit Nachstoßelement
   M — Mauzen
   N — Nachstoßer
   Nel — Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement
   Ni — Nieslaut
   Pr — Prusten
   Pu — Puffing
   Q — Quärren
   Sch — Schnurren
   sN — separater Nachstoßer
   sR — strukturierte Rufreihe
   V — Vorstoßer
   Vr — Vogelruf
   W — Wah-wah-Laut
   Z — zusammengesetzter Rolligkeitslaut
   (Abweichende Abkürzungen sind in den jeweiligen Abbildungen oder Tabellen vermerkt.)
7. Reihung:
   ar — arhythmisch; rh — rhythmisch

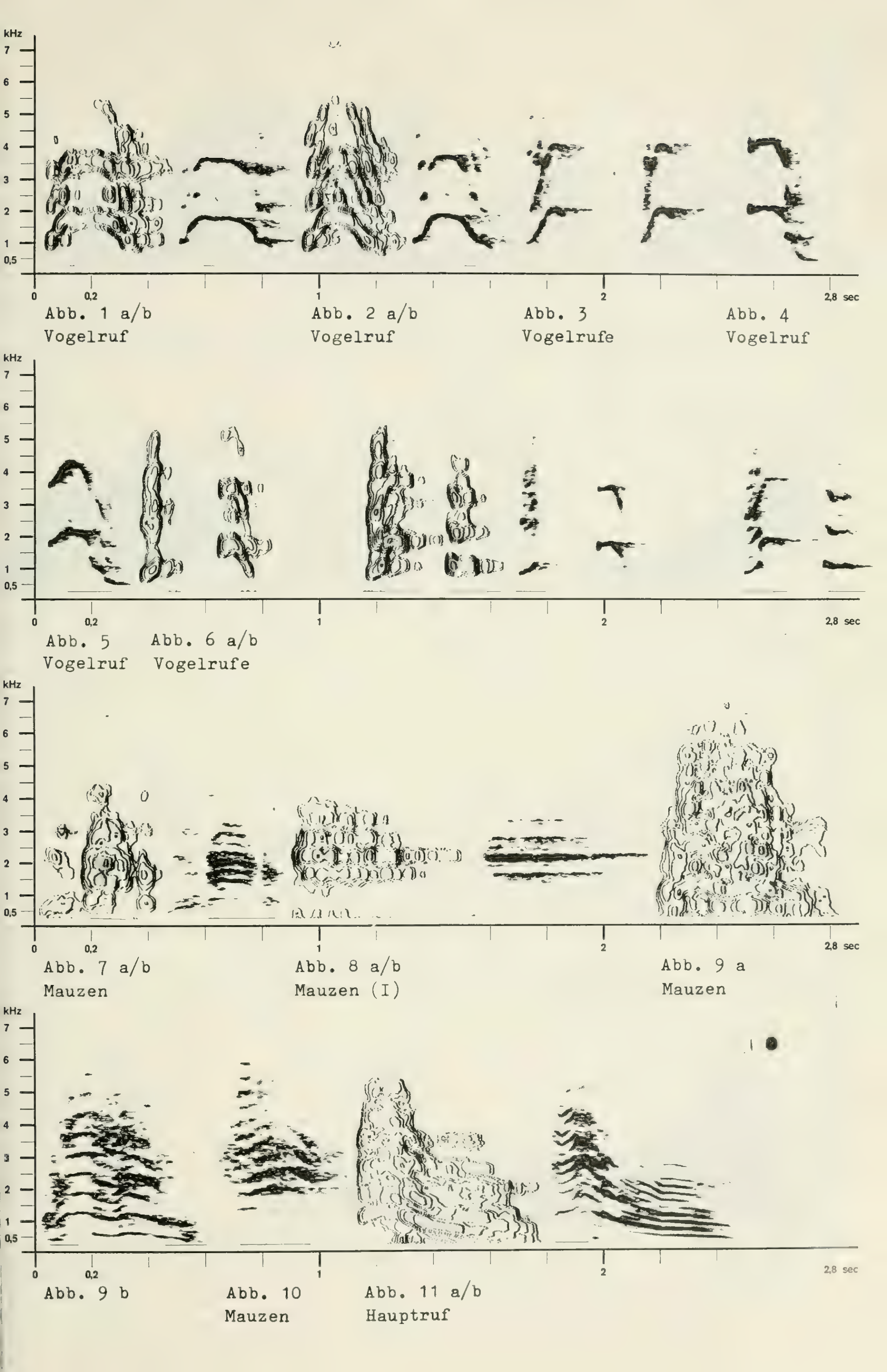
| | | AK I | | | | AK II | | | | AK III | | | | AK IV | | | | AK V | | | | AK VI | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | w | m | u | ges. | w | m | u | ges. | w | m | u | ges. | w | m | u | ges. | w | m | u | ges. | w | m | u | ges. |
| *Puma* | I | 2 | – | – | 2 | 2 | 3 | – | 5 | 1 | 2 | 4 | 7 | 2 | 3 | – | 5 | – | – | – | – | 8 | 4 | – | 12 |
| *concolor* | A | 6 | – | – | 6 | 4 | 4 | – | 8 | 2 | 19 | 2 | 23 | 2 | 35 | – | 37 | – | – | – | – | 76 | 19 | – | 95 |
| *Neofelis* | I | – | – | – | – | 2 | – | – | 2 | 2 | – | – | 2 | 2 | – | – | 2 | 1 | – | – | 1 | 1 | 7 | – | 8 |
| *nebulosa* | A | – | – | – | – | 15 | – | – | 15 | 19 | – | – | 19 | 31 | – | – | 31 | 4 | – | – | 4 | 2 | 62 | – | 68 |
| *Uncia* | I | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 2 | – | 4 | – | – | – | – | 2 | – | – | 2 | 3 | 3 | – | 6 |
| *uncia* | A | – | – | – | – | – | – | – | – | 5 | 5 | – | 10 | – | – | – | – | 7 | – | – | 7 | 30 | 15 | – | 45 |
| *Panthera* | I | 6 | 1 | – | 7 | 2 | 1 | 2 | 5 | 1 | 6 | 1 | 8 | 2 | 3 | 1 | 6 | 1 | 2 | – | 3 | 12 | 9 | – | 21 |
| *tigris* | A | 26 | 5 | – | 31 | 8 | 7 | 5 | 20 | 1 | 56 | 7 | 64 | 8 | 9 | 8 | 25 | 4 | 3 | – | 7 | 83 | 31 | – | 114 |
| *Panthera* | I | 1 | – | – | 1 | – | 2 | – | 2 | 1 | 1 | – | 2 | – | – | – | – | 2 | 1 | – | 3 | 4 | 5 | – | 9 |
| *onca* | A | 11 | – | – | 11 | – | 6 | – | 6 | 9 | 3 | – | 12 | – | – | – | – | 11 | 21 | – | 32 | 73 | 29 | – | 102 |
| *Panthera* | I | 2 | 1 | – | 3 | – | – | 3 | 3 | 1 | 2 | 1 | 4 | – | – | – | – | 1 | – | – | 1 | 9 | 8 | – | 17 |
| *pardus* | A | 9 | 5 | – | 14 | – | – | 20 | 20 | 1 | 11 | 2 | 14 | – | – | – | – | 1 | – | – | 1 | 80 | 59 | – | 139 |
| *Panthera* | I | 1 | – | 4 | 5 | 2 | 2 | – | 4 | 4 | 1 | – | 5 | 3 | 1 | 1 | 5 | – | – | – | – | 6 | 9 | – | 15 |
| *leo* | A | 1 | – | 4 | 5 | 12 | 7 | – | 19 | 58 | 3 | – | 61 | 4 | 13 | 5 | 22 | – | – | – | – | 23 | 106 | – | 129 |
| Tigon | I | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 | – | – | 3 |
| | A | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 39 | – | – | 39 |
| Leguar | I | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | 1 |
| | A | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 11 | – | 11 |
| Leopon | I | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 1 | – | 3 | – | – | – | – | 4 | 2 | – | 6 |
| | A | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 29 | 10 | – | 39 | – | – | – | – | 73 | 45 | – | 118 |

Tab. 1: **Analysiertes Tonbandmaterial** (eine Aufnahme enthält meist mehrere Laute)

Zeichenerklärung:
I: Anzahl der Individuen
A: Anzahl der Tonbandaufnahmen
w: weiblich
m: männlich
u: Geschlecht unbestimmt
ges.: Gesamtzahl

| | Vr | M | H | Z | Sch | G | W |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Lauterzeugung | k | k | k | k | k | k | k |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex/in | ex/in | ex | ex |
| rel. Intens. | g – m | g – m | m – h | g – m – h | g | g | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | + rh | + rh | + rh | (+) |
| Lautdauer [sec] | 0.15–0.7 | 0.3–1.2 | 0.6–3.4 | <1 bis mehrere | <1 bis mehrere | 0.3–0.5 | – |
| Kopplung | ? | (+) | + | + | + | (an Vr u. M) | + |
| Reihung | ar | ar | ar | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | – | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) | + | + | – | – | (+) |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.5–>7 | 0.3–7 | 0.2–7 | 0.2–>7 | 0.2–5 | 0.2–4 | – |
| Grundanteile [kHz] | 1–5 | 0.5–5 | 0.6–5 | 1–5 | <1 | <3 | – |
| Intens. max. [kHz] | 1.2–4.2 | 1.5–2.5 | 2.5–3.0 | 1.5–4 | 0.3 | 0.2–0.5 | – |
| Frequenzverteilung | kl/(sp) | kl/sp | kl/(sp) | kl/sp | sp | sp | sp |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | bis 4:1 | bis 2:1 | bis 3:1 | bis 3:1 | – | – | – |
| Bemerkungen | – | – | – | – | – | – | keine Analysen |

**Tab. 2: Puma** *(Puma concolor)* **Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**


kHz
7
6
5
4
3
2
1
0,5
0
0,2
1
2
2,8 sec
Abb. 1 a/b
Vogelruf
Abb. 2 a/b
Vogelruf
Abb. 3
Vogelrufe
Abb. 4
Vogelruf
Abb. 5
Vogelruf
Abb. 6 a/b
Vogelrufe
Abb. 7 a/b
Mauzen
Abb. 8 a/b
Mauzen (I)
Abb. 9 a
Mauzen
Abb. 9 b
Abb. 10
Mauzen
Abb. 11 a/b
Hauptruf

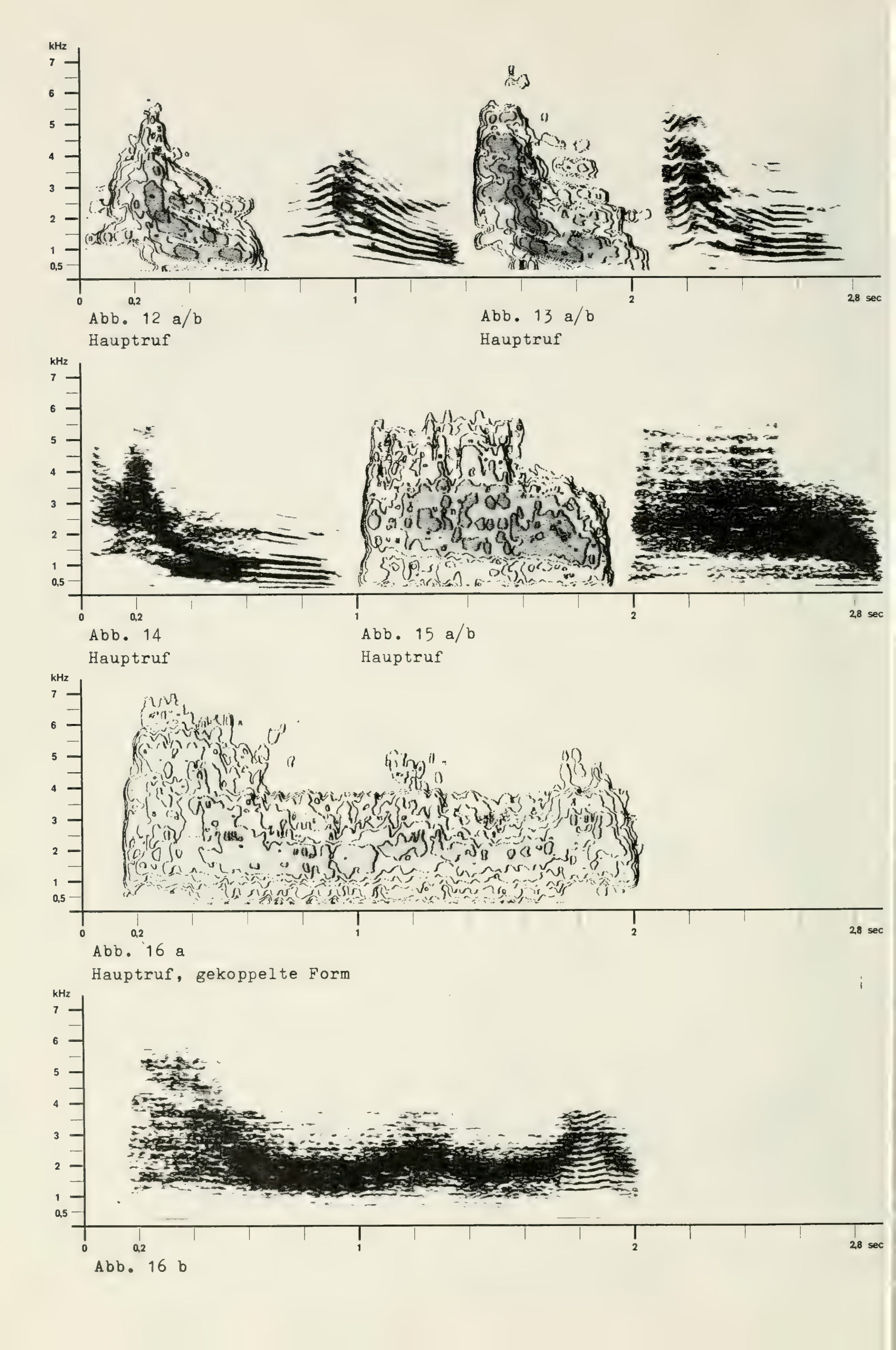



Abb. 12 a/b
Hauptruf

Abb. 13 a/b
Hauptruf

Abb. 14
Hauptruf

Abb. 15 a/b
Hauptruf

Abb. 16 a
Hauptruf, gekoppelte Form

Abb. 16 b

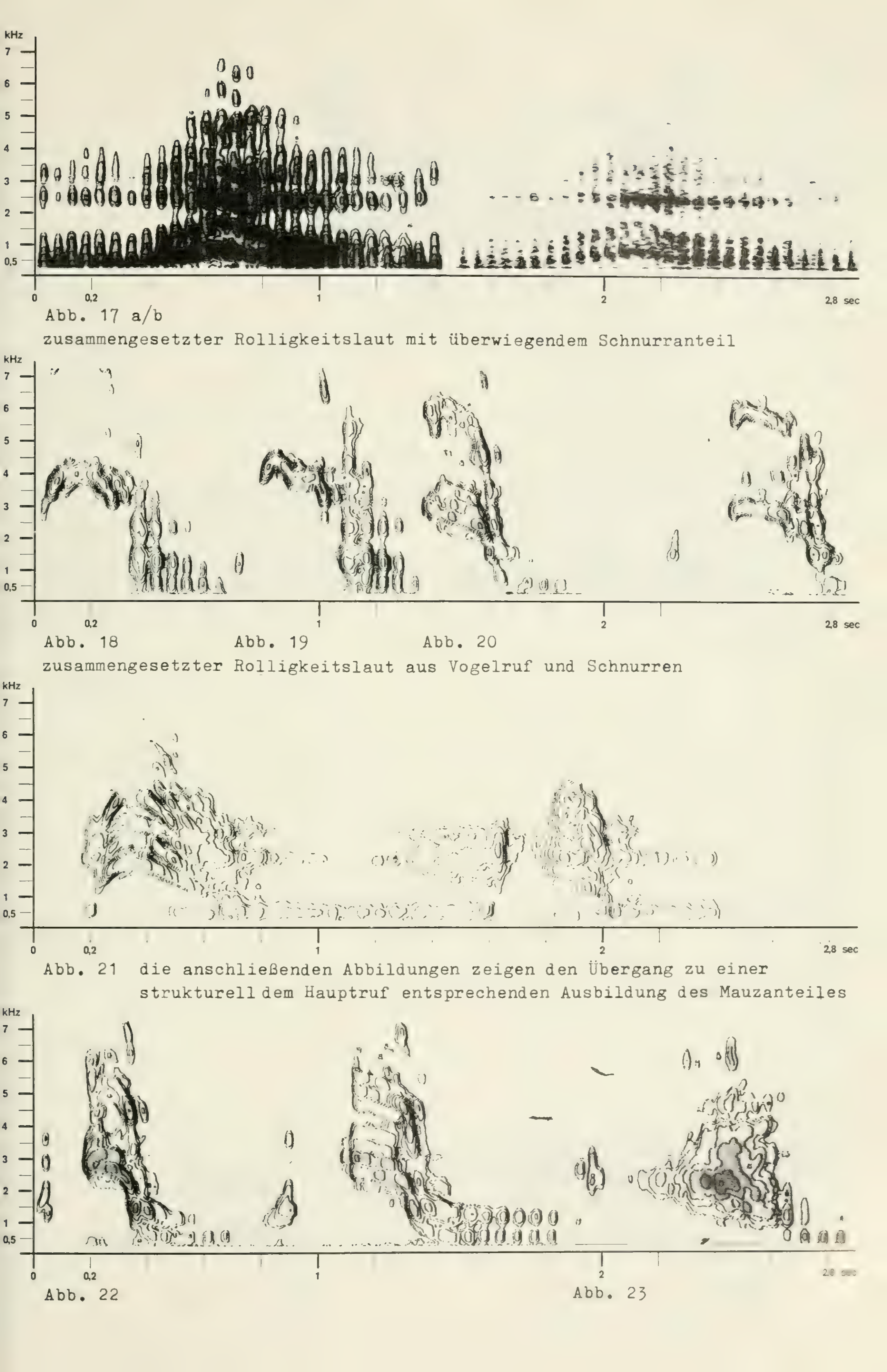



Abb. 17 a/b
zusammengesetzter Rolligkeitslaut mit überwiegendem Schnurranteil

Abb. 18 Abb. 19 Abb. 20
zusammengesetzter Rolligkeitslaut aus Vogelruf und Schnurren

Abb. 21 die anschließenden Abbildungen zeigen den Übergang zu einer strukturell dem Hauptruf entsprechenden Ausbildung des Mauzanteiles

Abb. 22 Abb. 23

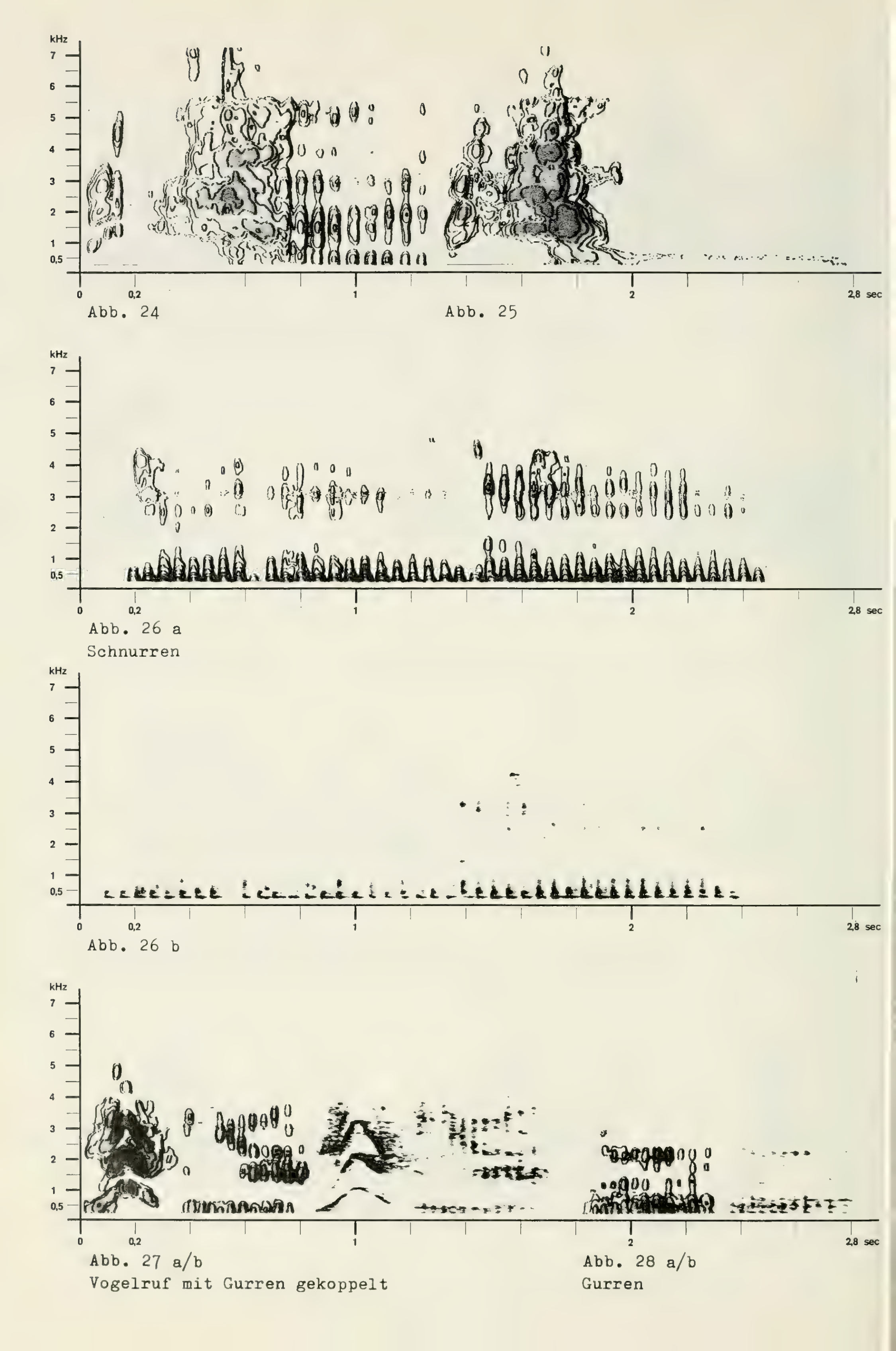



Abb. 24

Abb. 25

Abb. 26 a
Schnurren

Abb. 26 b

Abb. 27 a/b
Vogelruf mit Gurren gekoppelt

Abb. 28 a/b
Gurren

| | M | H | Hm | Pr |
|---|---|---|---|---|
| Laut-erzeugung | k | k | k | k/n |
| Atmungs-phase | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | g – m | m – (h) | m – (h) | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | + rh im Nel | + rh |
| Lautdauer [sec] | 0.2–0.7 | 0.4–4.6 | 1.0–2.4 | 0.5–0.7 |
| Kopplung | + | + | (+) | + (an Mauzen) |
| Reihung | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – |
| Silbig-keit | (+) | (+) | + | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.25–6 | 0.2–7 | 0.2–7 | 0.1–>7 |
| Grundanteile [kHz] | 0.5–3 | <3 | <4 | <3 |
| Intens. max. [kHz] | 1.1–2.4 | 1.0–1.2 | 1.0–1.4 | <0.5 |
| Frequenz-verteilung | kl/(sp) | kl/(sp) | kl u. sp | sp |
| Tonhöhen-wechsel i. Formante | 5:4 | bis 3:2 | 3:2 | – |
| Bemerkungen | – | – | selten | – |

**Tab. 3: Nebelparder** *(Neofelis nebulosa)* **Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

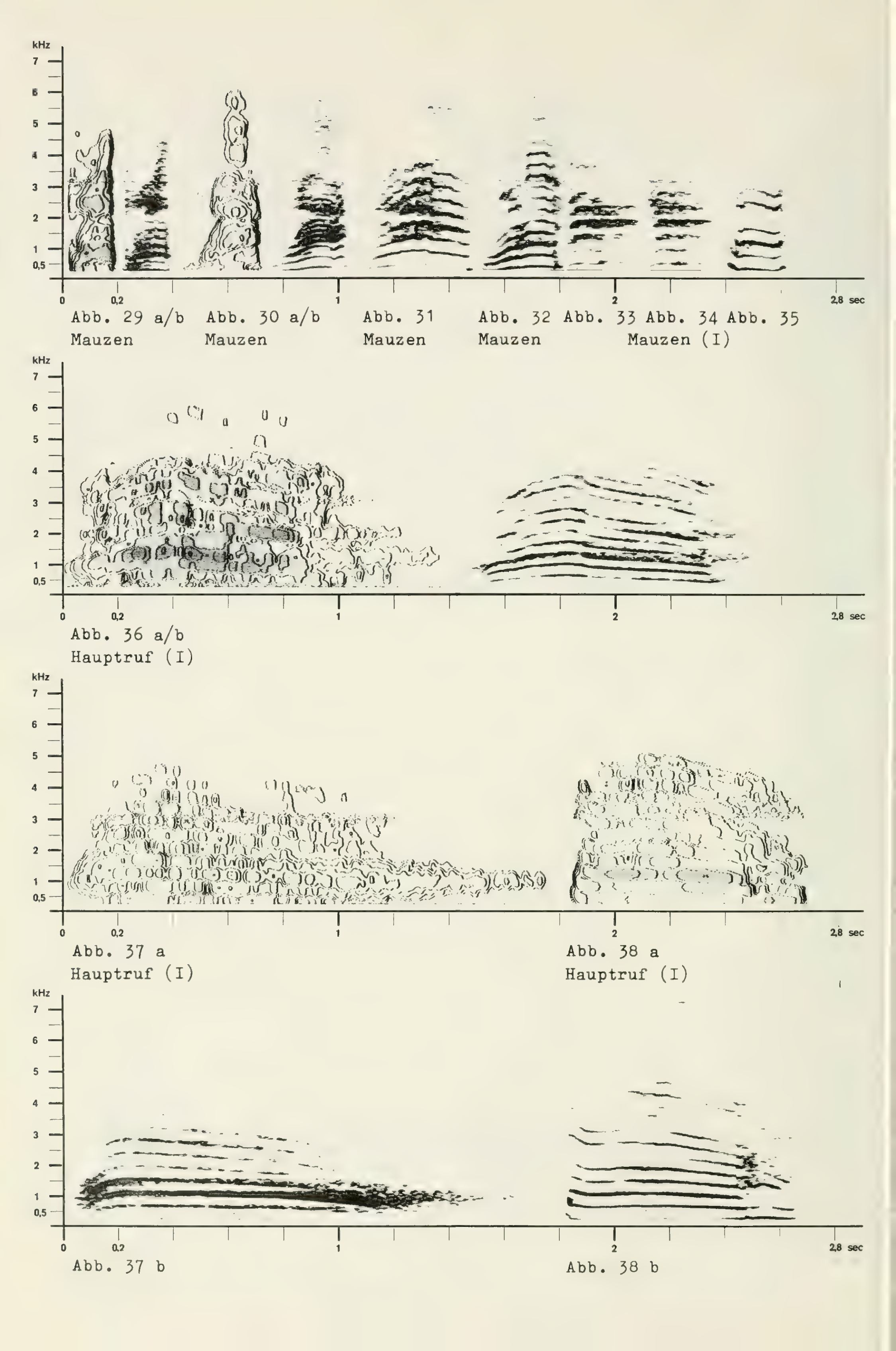



Abb. 29 a/b Mauzen

Abb. 30 a/b Mauzen

Abb. 31 Mauzen

Abb. 32 Mauzen

Abb. 33 Abb. 34 Abb. 35 Mauzen (I)

Abb. 36 a/b Hauptruf (I)

Abb. 37 a Hauptruf (I)

Abb. 38 a Hauptruf (I)

Abb. 37 b

Abb. 38 b

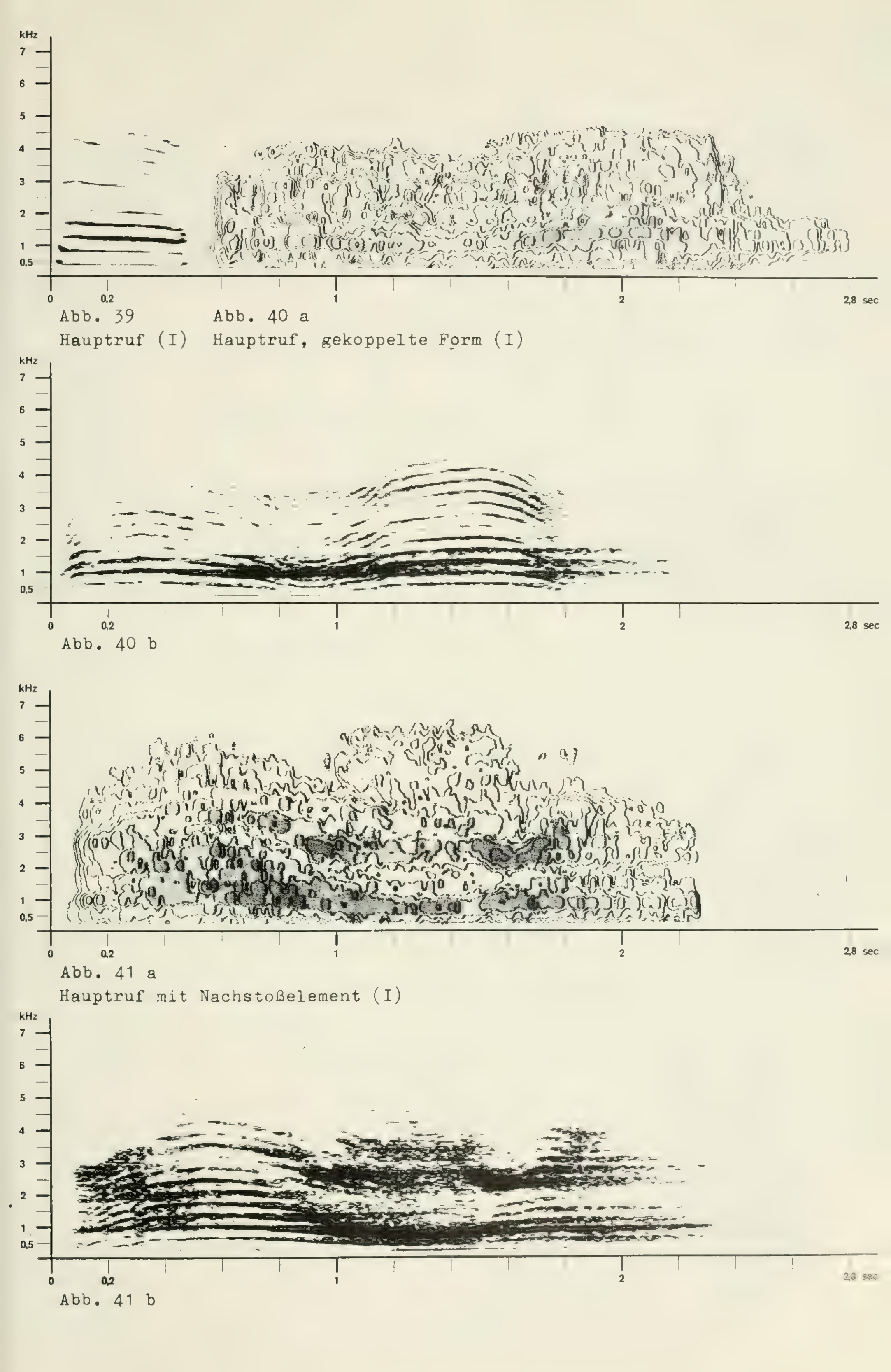



Abb. 39
Hauptruf (I)

Abb. 40 a
Hauptruf, gekoppelte Form (I)

Abb. 40 b

Abb. 41 a
Hauptruf mit Nachstoßelement (I)

Abb. 41 b

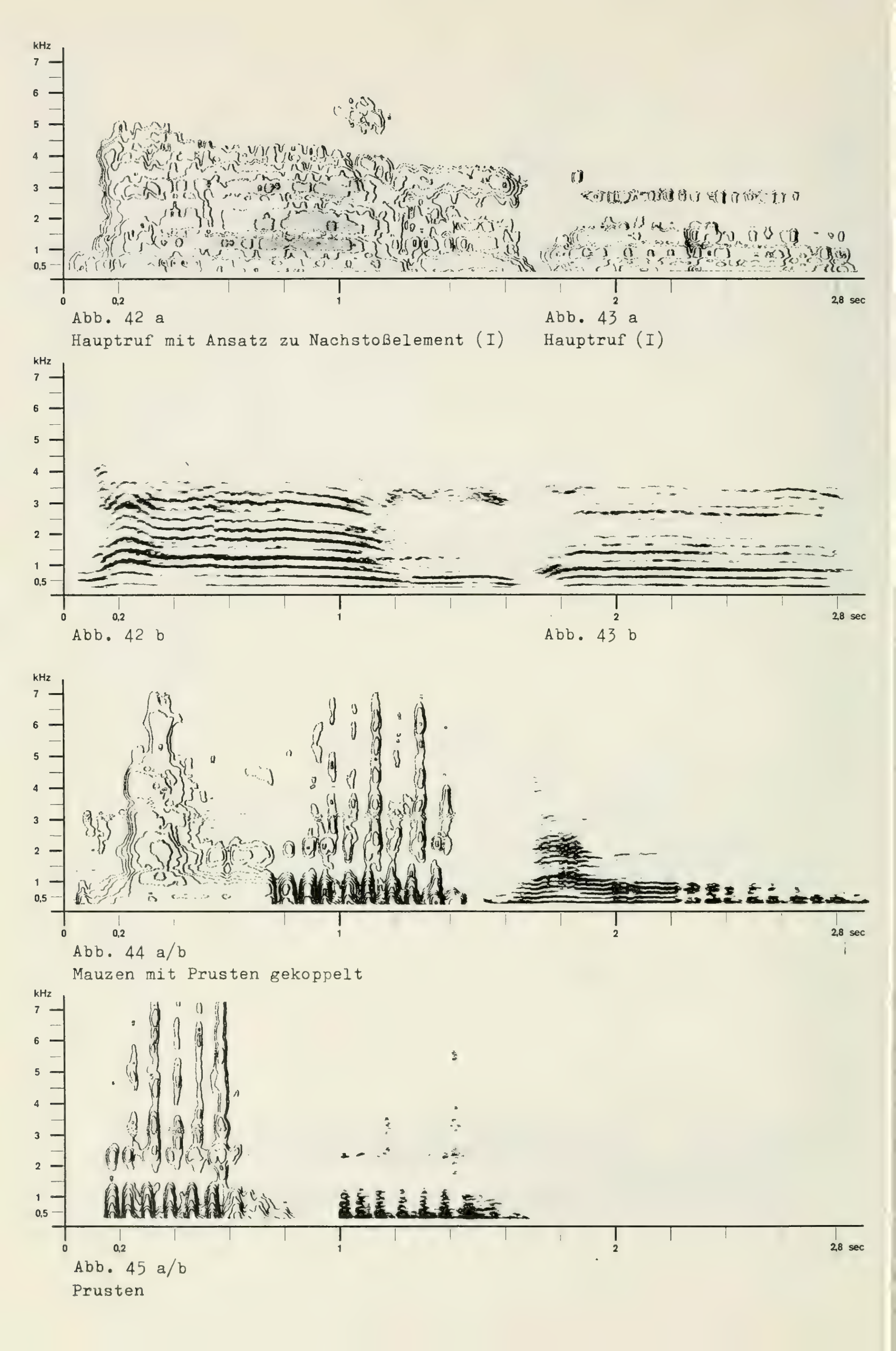



Abb. 42 a
Hauptruf mit Ansatz zu Nachstoßelement (I)

Abb. 43 a
Hauptruf (I)

Abb. 42 b

Abb. 43 b

Abb. 44 a/b
Mauzen mit Prusten gekoppelt

Abb. 45 a/b
Prusten

| | M | H | Pr |
|---|---|---|---|
| Laut-<br>erzeugung | k | k | k/n |
| Atmungs-<br>phase | ex | ex | ex |
| rel.<br>Intens. | g – m | m – h | g |
| interner<br>Intens.<br>wechsel | (+) | (+) | +<br>rh |
| Lautdauer<br>[sec] | 0.4–1.5 | 0.5–5 | 0.5–0.7 |
| Kopplung | + | + | (+)<br>(an Mauzen) |
| Reihung | ar | ar | ar |
| Pausendauer<br>[sec] | – | – | – |
| Silbig-<br>keit | (+) | + | – |
| Frequenzbereich<br>[kHz] | 0.2–7 | 0.2–7 | 0.2–>7 |
| Grundanteile<br>[kHz] | <3 | <3 | <5 |
| Intens. max.<br>[kHz] | 0.6–1 | 0.6–0.85 | 0.5 |
| Frequenz-<br>verteilung | kl/(sp) | kl/(sp) | sp |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | 4:3 | bis 2:1 | – |
| Bemerkungen | – | – | – |

**Tab. 4: Schneeleopard** *(Uncia uncia)* **Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

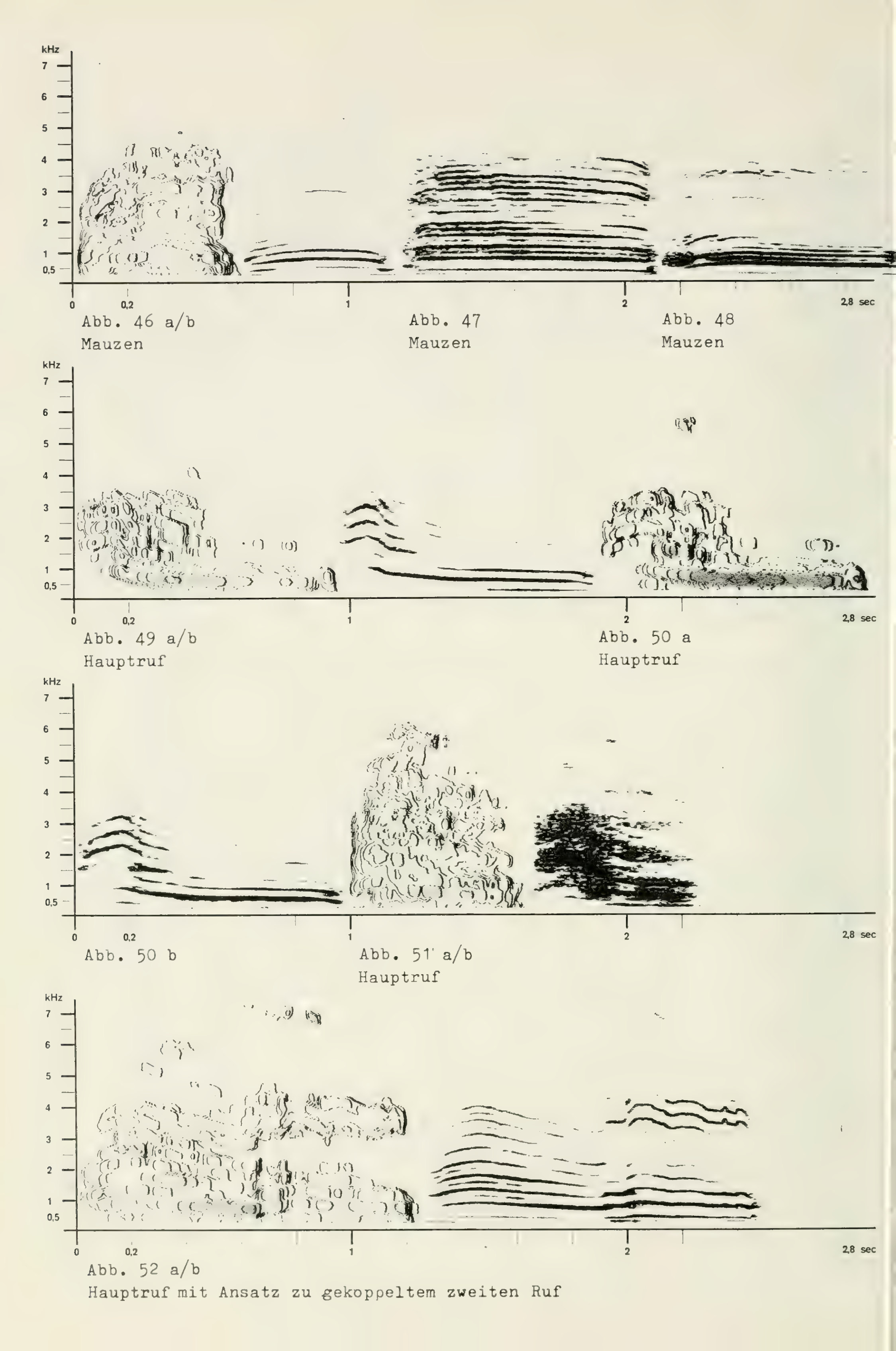


Abb. 46 a/b
Mauzen

Abb. 47
Mauzen

Abb. 48
Mauzen

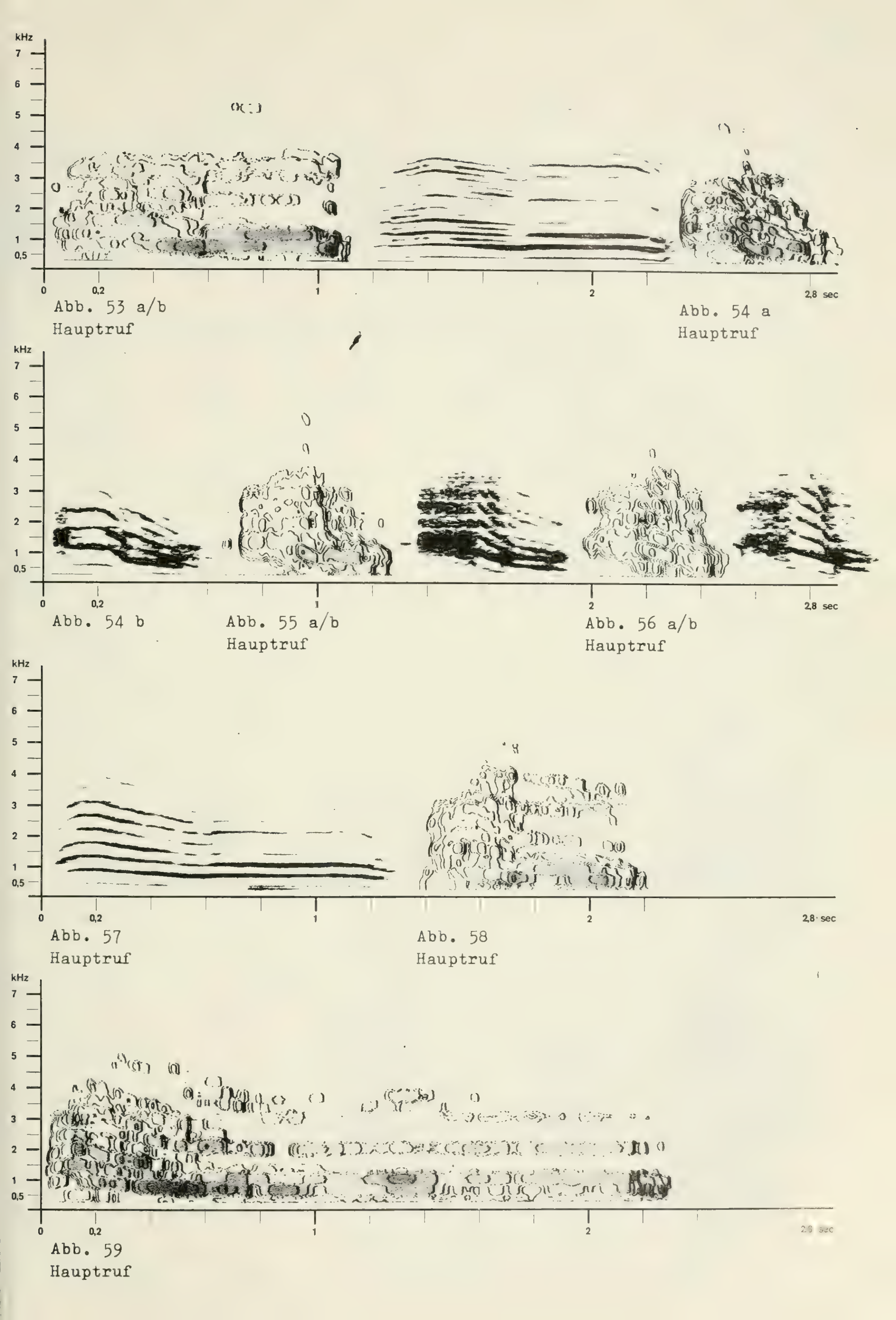
Abb. 49 a/b
Hauptruf

Abb. 50 a
Hauptruf

Abb. 50 b

Abb. 51 a/b
Hauptruf

Abb. 52 a/b
Hauptruf mit Ansatz zu gekoppeltem zweiten Ruf



kHz
7
6
5
4
3
2
1
0,5
0
0,2
1
2
2,8 sec
Abb. 53 a/b
Hauptruf
Abb. 54 a
Hauptruf
Abb. 54 b
Abb. 55 a/b
Hauptruf
Abb. 56 a/b
Hauptruf
Abb. 57
Hauptruf
Abb. 58
Hauptruf
Abb. 59
Hauptruf

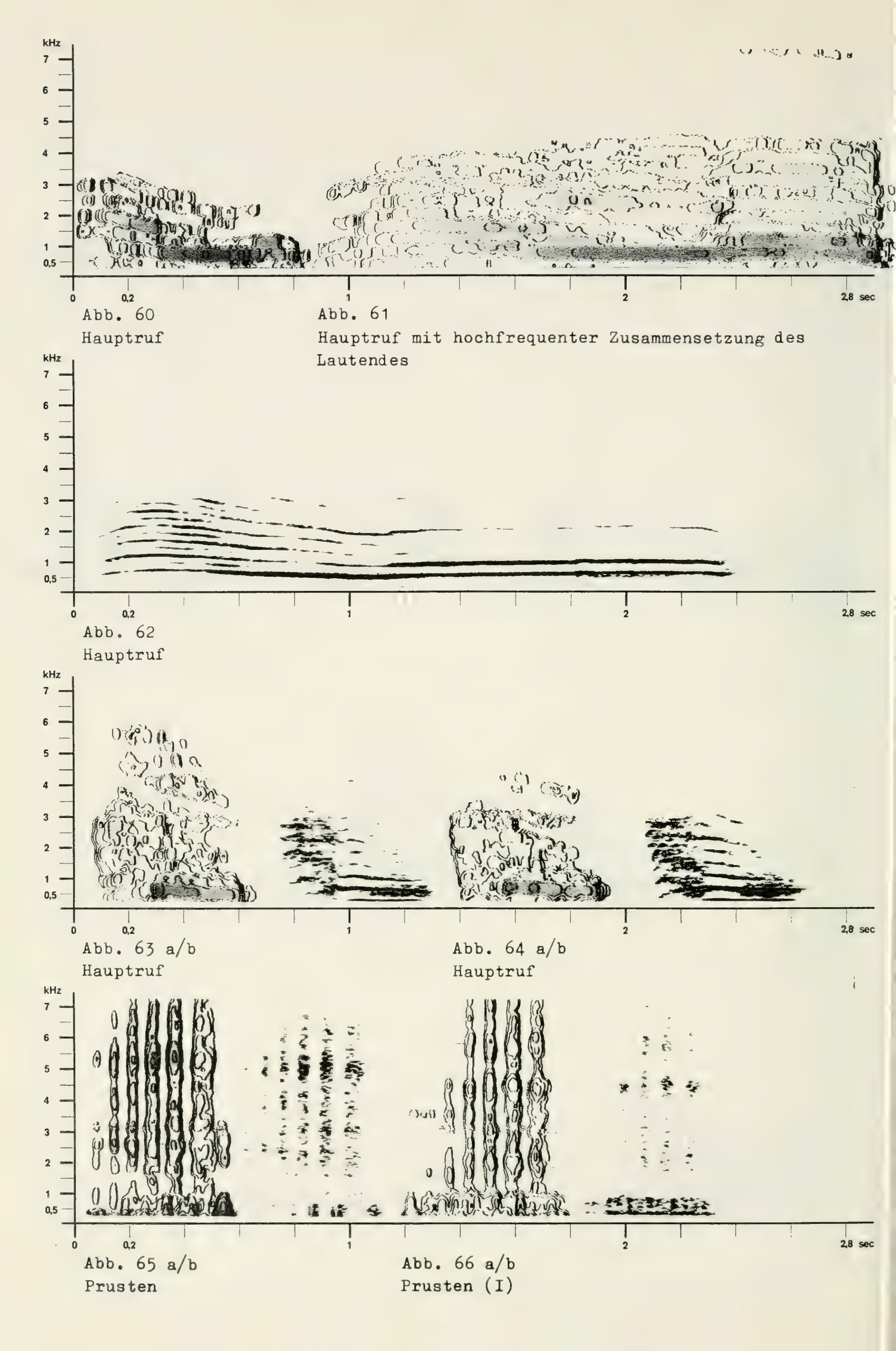



Abb. 60
Hauptruf

Abb. 61
Hauptruf mit hochfrequenter Zusammensetzung des Lautendes

Abb. 62
Hauptruf

Abb. 63 a/b
Hauptruf

Abb. 64 a/b
Hauptruf

Abb. 65 a/b
Prusten

Abb. 66 a/b
Prusten (I)

| | M | H | Hm | Pr |
|---|---|---|---|---|
| Laut-erzeugung | k | k | k | k/n |
| Atmungs-phase | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | g – m | m – h | (g–m) – h | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | + rh im Nel | + rh |
| Lautdauer [sec] | 0.6–4.5 | 0.7–4.9 | 0.7–2.4 | 0.5–0.8 |
| Kopplung | + | + | – | (+) (an Mauzen) |
| Reihung | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) | + | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.15–4 | 0.1–6 | 0.1–>7 | 0.1–>7 |
| Grundanteile [kHz] | <1 | <1.5 | <3 | 1–6 |
| Intens. max. [kHz] | 0.3–0.7 | 0.5–0.8 | 0.2–0.4 | 2–4 |
| Frequenz-verteilung | kl/(sp) | kl/(sp) | kl u. sp | sp |
| Tonhöhen-wechsel i. Formante | gering | gering | bis 7:5 | – |
| Bemer-kungen | – | – | – | – |

**Tab. 5: Tiger *(Panthera tigris)* Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

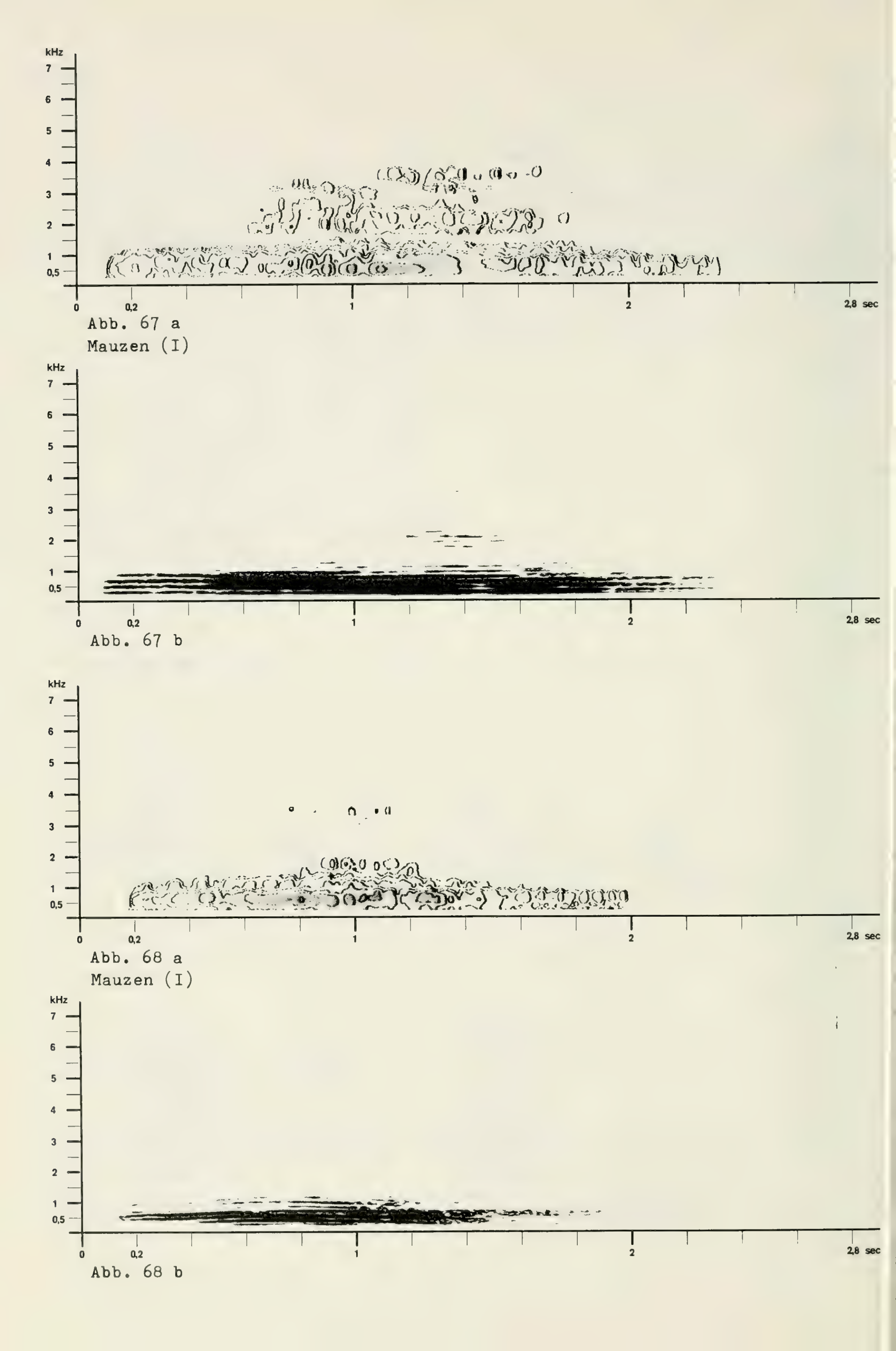



Abb. 67 a
Mauzen (I)

Abb. 67 b

Abb. 68 a
Mauzen (I)

Abb. 68 b

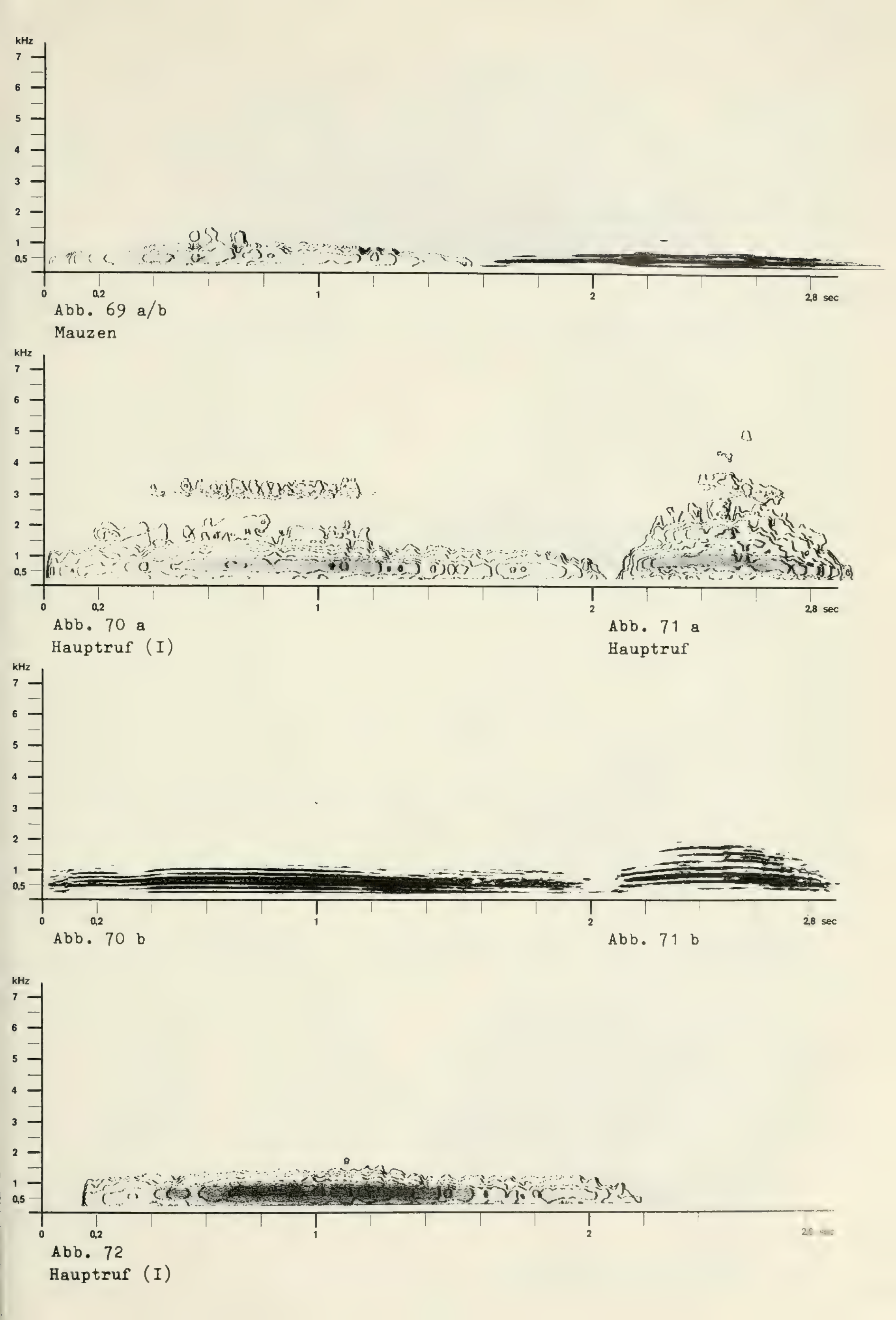



Abb. 69 a/b
Mauzen

Abb. 70 a
Hauptruf (I)

Abb. 71 a
Hauptruf

Abb. 70 b

Abb. 71 b

Abb. 72
Hauptruf (I)

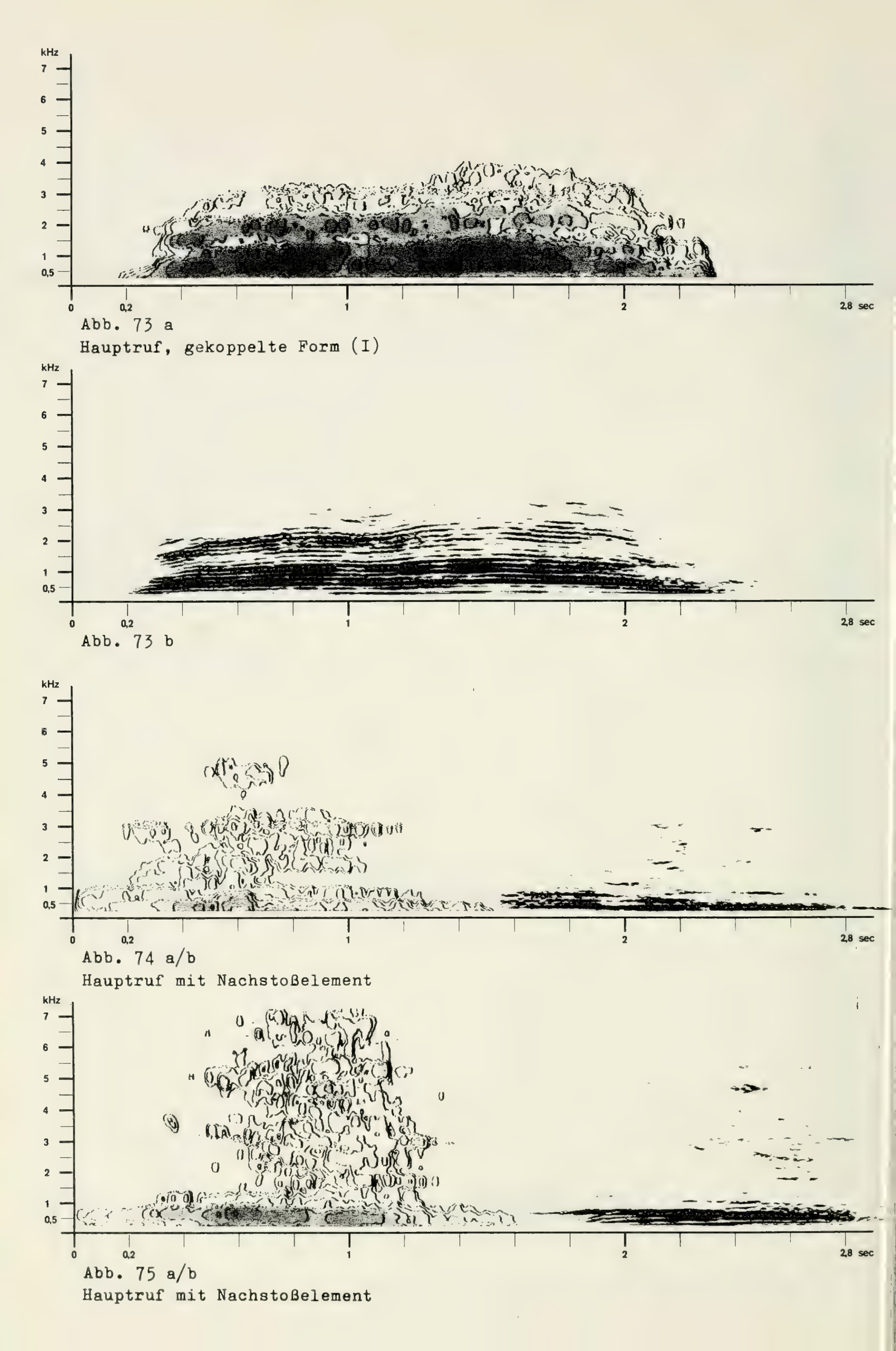



Abb. 73 a
Hauptruf, gekoppelte Form (I)

Abb. 73 b

Abb. 74 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 75 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement

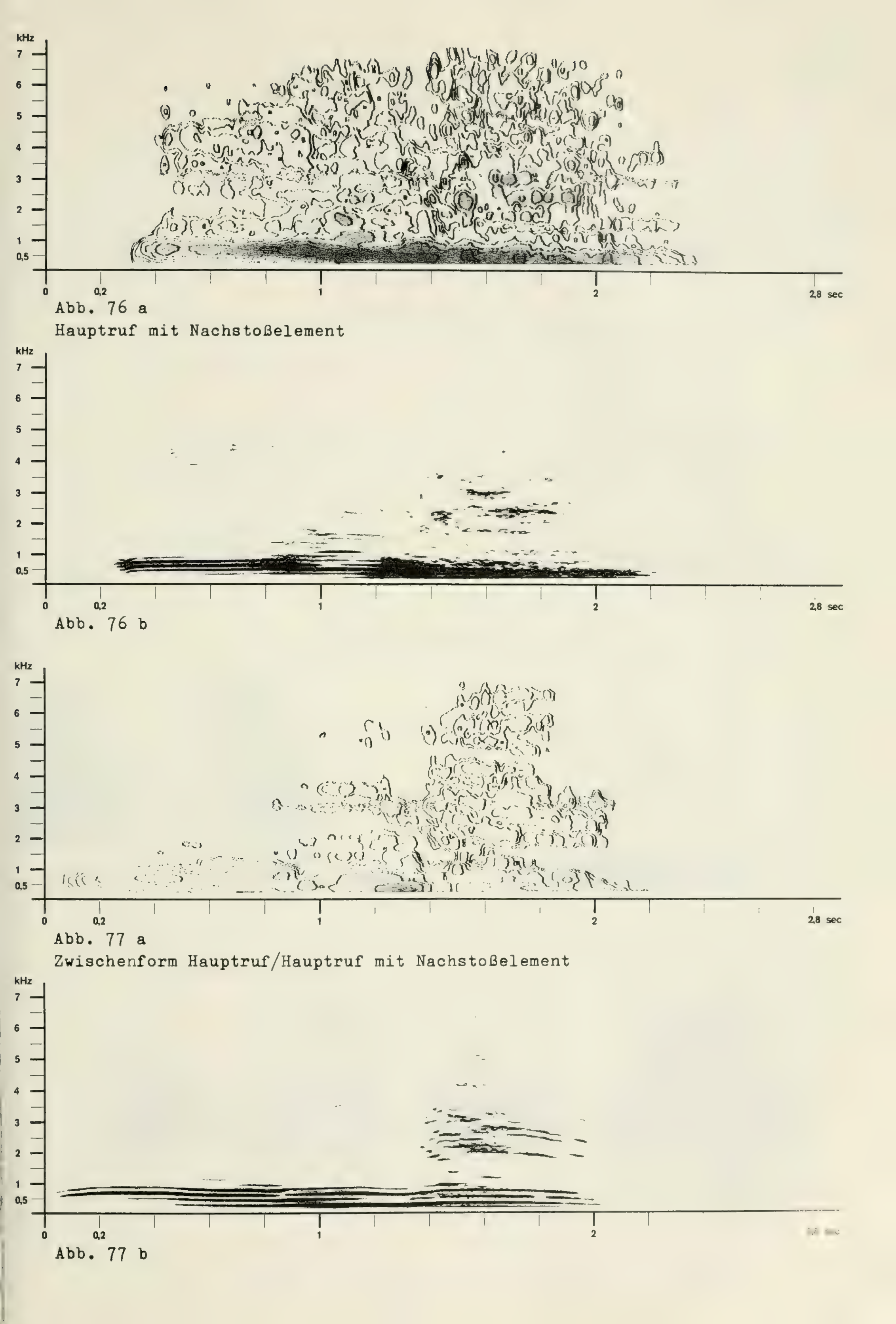



Abb. 76 a
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 76 b

Abb. 77 a
Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 77 b

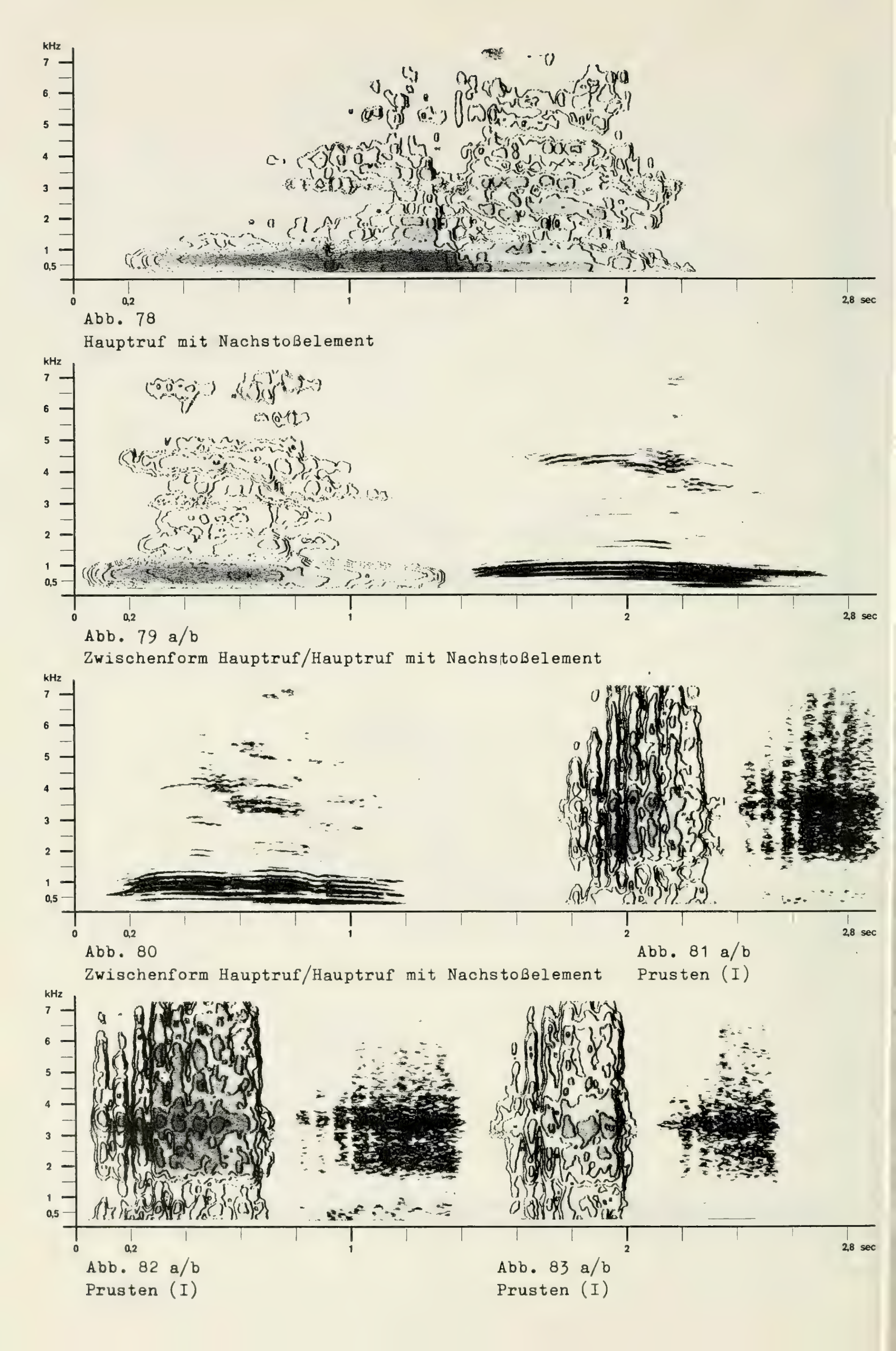



Abb. 78
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 79 a/b
Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 80
Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 81 a/b
Prusten (I)

Abb. 82 a/b
Prusten (I)

Abb. 83 a/b
Prusten (I)

| | M | H | Hm | sN | N | V | sR | Pr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Lauterzeugung | k | k | k | k | k | k | k | k/n |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex | in | ex/(in) | ex |
| rel. Intens. | g – m | m – h | (g-m) – h | g – m | g – m – h | g | (g-m) – h | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | + rh im Nel | + rh | + rh | + rh | (+) | + rh |
| Lautdauer [sec] | 0.3–2.2 | 0.7–1.3 | 0.6–1.4 | 0.3–0.6 | 0.2–0.25 | 0.1 | 12–40 | 0.4–0.8 |
| Kopplung | (+) | –? | – | – | – | – | – | (+) (an Mauzen) |
| Reihung | ar | ar | ar/rh | ar/rh | rh | rh | rh | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | 0.1 | 0.3 | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) | + | – | – | – | – | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.15–7 | 0.15–7 | 0.15–>7 | 0.15–>5 | 0.15–>7 | 0.15–3.5 | – | 0.2–>7 |
| Grundanteile [kHz] | <4 | <4 | <3 | <3 | <3.5 | <1 | – | 1.5–4.5 |
| Intens. max. [kHz] | 0.7–1 | 0.6–1.2 | 0.6–2.1 | 0.25 | 0.25 | 0.3 | – | 2.0–4.0 |
| Frequenz-verteilung | kl/(sp) | kl/(sp) | kl u. sp | sp | sp/(kl) | sp | – | ṡp |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | 3:2 | 3:2 | 3:2 | – | 4:3 | – | – | – |
| Bemerkungen | – | – | – | – | – | – | geb. aus Hm, N, (V) | – |

Tab. 6: Jaguar *(Panthera onca)* **Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

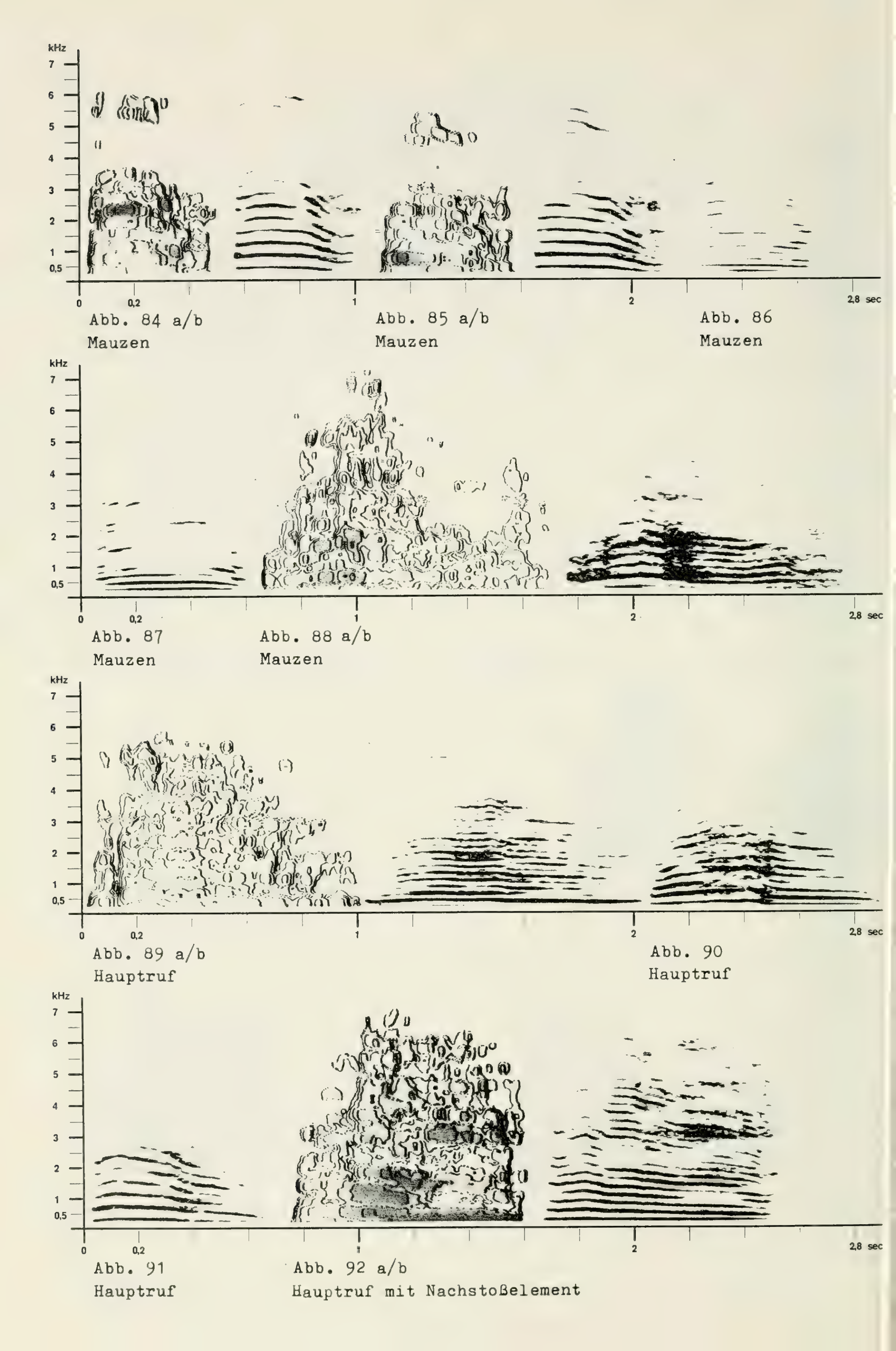



Abb. 84 a/b
Mauzen

Abb. 85 a/b
Mauzen

Abb. 86
Mauzen

Abb. 87
Mauzen

Abb. 88 a/b
Mauzen

Abb. 89 a/b
Hauptruf

Abb. 90
Hauptruf

Abb. 91
Hauptruf

Abb. 92 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement

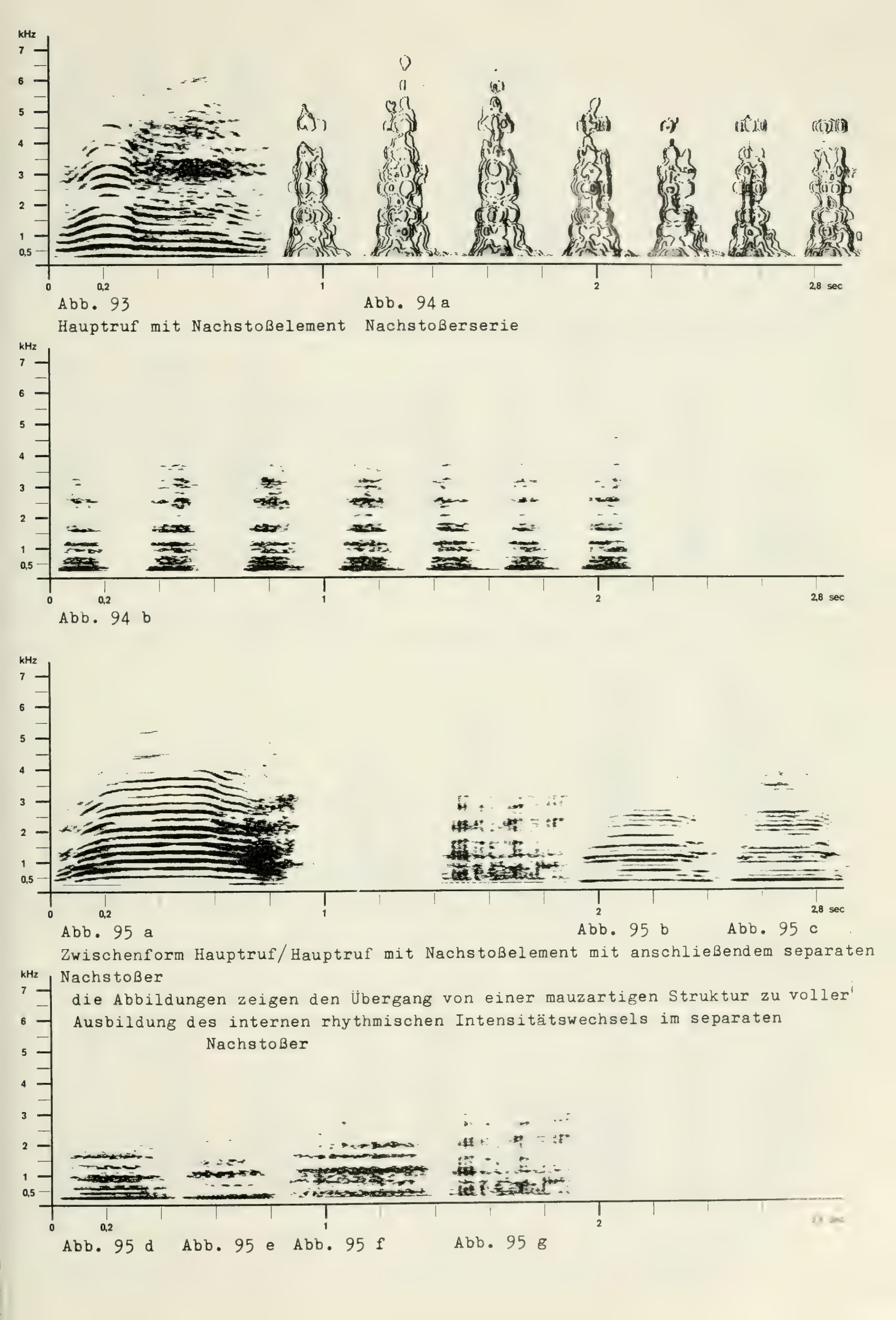



Abb. 93
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 94 a
Nachstoßerserie

Abb. 94 b

Abb. 95 a

Abb. 95 b

Abb. 95 c

Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit Nachstoßelement mit anschließendem separaten Nachstoßer

die Abbildungen zeigen den Übergang von einer mauzartigen Struktur zu voller Ausbildung des internen rhythmischen Intensitätswechsels im separaten Nachstoßer

Abb. 95 d

Abb. 95 e

Abb. 95 f

Abb. 95 g

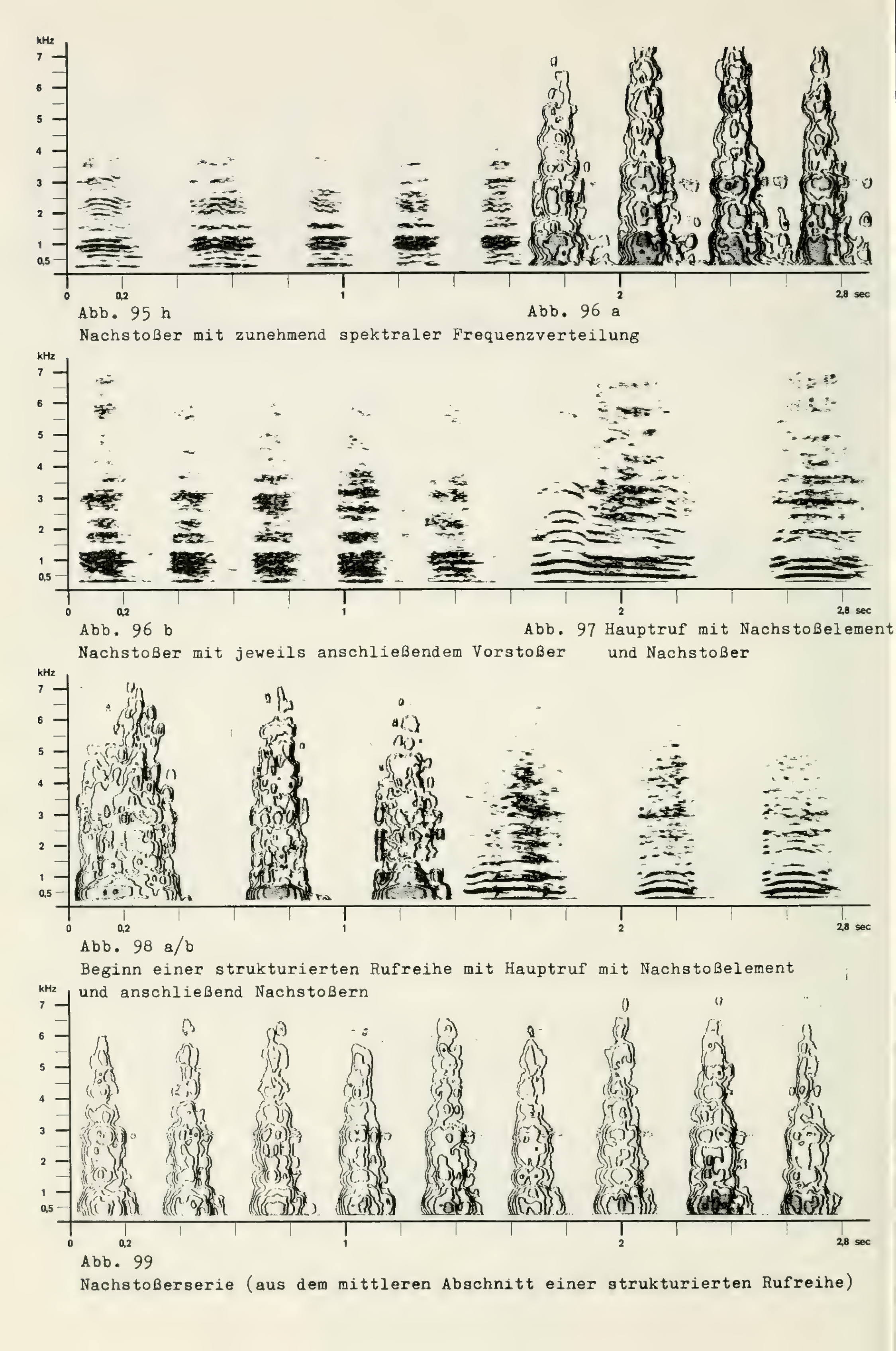



Abb. 95 h

Abb. 96 a

Nachstoßer mit zunehmend spektraler Frequenzverteilung

Abb. 96 b

Nachstoßer mit jeweils anschließendem Vorstoßer

Abb. 97 Hauptruf mit Nachstoßelement und Nachstoßer

Abb. 98 a/b

Beginn einer strukturierten Rufreihe mit Hauptruf mit Nachstoßelement und anschließend Nachstoßern

Abb. 99

Nachstoßerserie (aus dem mittleren Abschnitt einer strukturierten Rufreihe)

Abb. 100 a/b
Prusten (I)

Abb. 101 a/b
Prusten (I)

Abb. 102 a/b
Prusten mit weitgehend abgelöstem letzten Einzellautstoß (I)

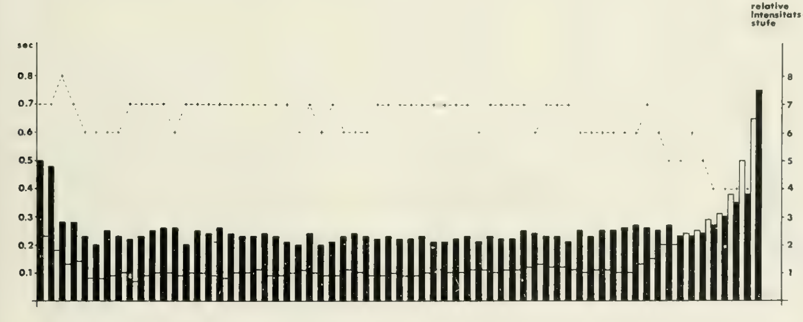



Abb. 103 Rufreihendiagramm

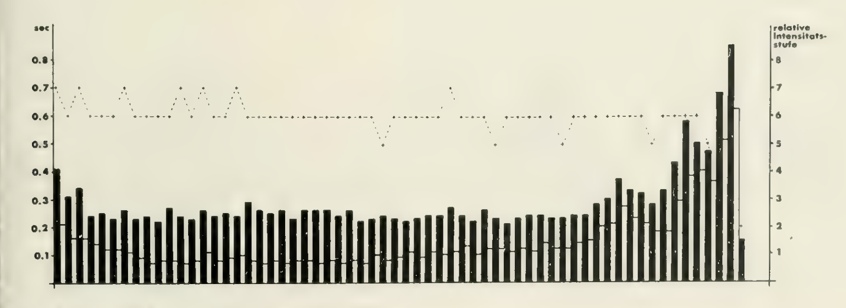



Abb. 104 Rufreihendiagramm

| | M | H | Hm | sN | N | V | sR | Ni |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Lauterzeugung | k | k | k | k | k | k | k | k/n |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex | in | in u. ex | ex |
| rel. Intens. | g – m | m – h | (g) – m – h | g – m | g – m – h | g – m | (g–m) – h | g – m |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | + rh im Nel | + rh | + rh | + rh | + | – |
| Lautdauer [sec] | 0.3–0.6 | 0.4–1.1 | 0.5–0.9 | 0.3–0.9 | 0.3–0.4 | 0.08–0.5 | 7–18 | 0.08–0.14 |
| Kopplung | (+) | – | – | – | – | – | – | – |
| Reihung | ar | ar | ar/rh | ar/rh | rh | rh | rh | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | 0.3–0.5 | 0.4–0.5 | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) | + | – | – | – | – | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.2–7 | 0.2–7 | 0.15–7 | 0.15–6 | 0.15–>7 | 0.15–>7 | – | 0.2–>7 |
| Grundanteile [kHz] | 0.5–3.5 | 0.4–3 | 0.5–4 | <3 | <4 | <1 | – | 2–5 |
| Intens. max. [kHz] | 0.4–0.9 | 0.7 | 0.6 | <0.5 | 0.25 oder 0.85 | 0.25 und 0.85 | – | 3 |
| Frequenz-verteilung | kl/sp | (kl)/sp | (kl) u. sp | sp | sp | sp | – | sp |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | 5:4 | gering | bis 2:1 | – | – | – | – | – |
| Bemerkungen | – | – | – | – | – | – | geb. aus (Hm), V, N | – |

**Tab. 7: Leopard** *(Panthera pardus)* **Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

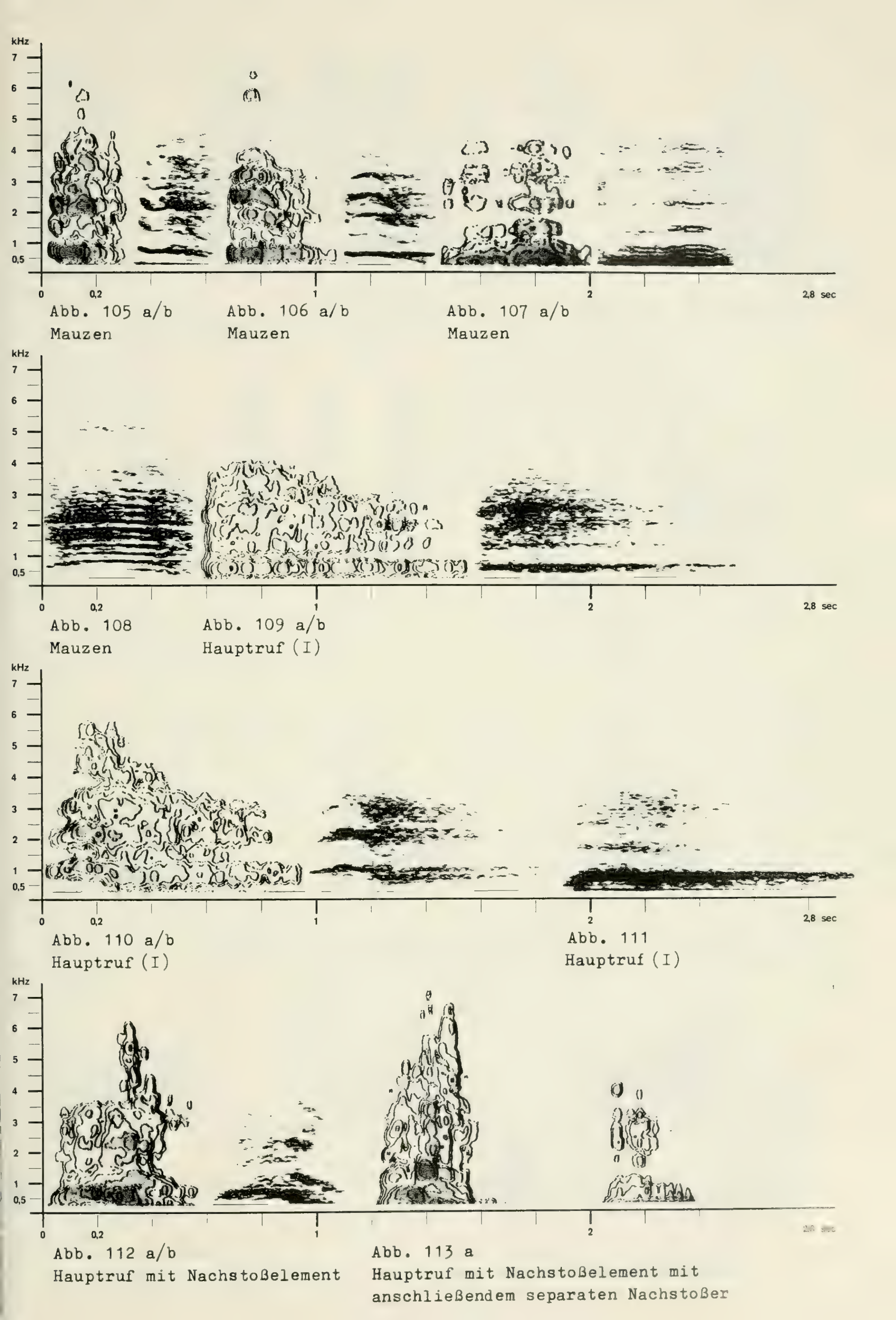



Abb. 105 a/b
Mauzen

Abb. 106 a/b
Mauzen

Abb. 107 a/b
Mauzen

Abb. 108
Mauzen

Abb. 109 a/b
Hauptruf (I)

Abb. 110 a/b
Hauptruf (I)

Abb. 111
Hauptruf (I)

Abb. 112 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 113 a
Hauptruf mit Nachstoßelement mit anschließendem separaten Nachstoßer

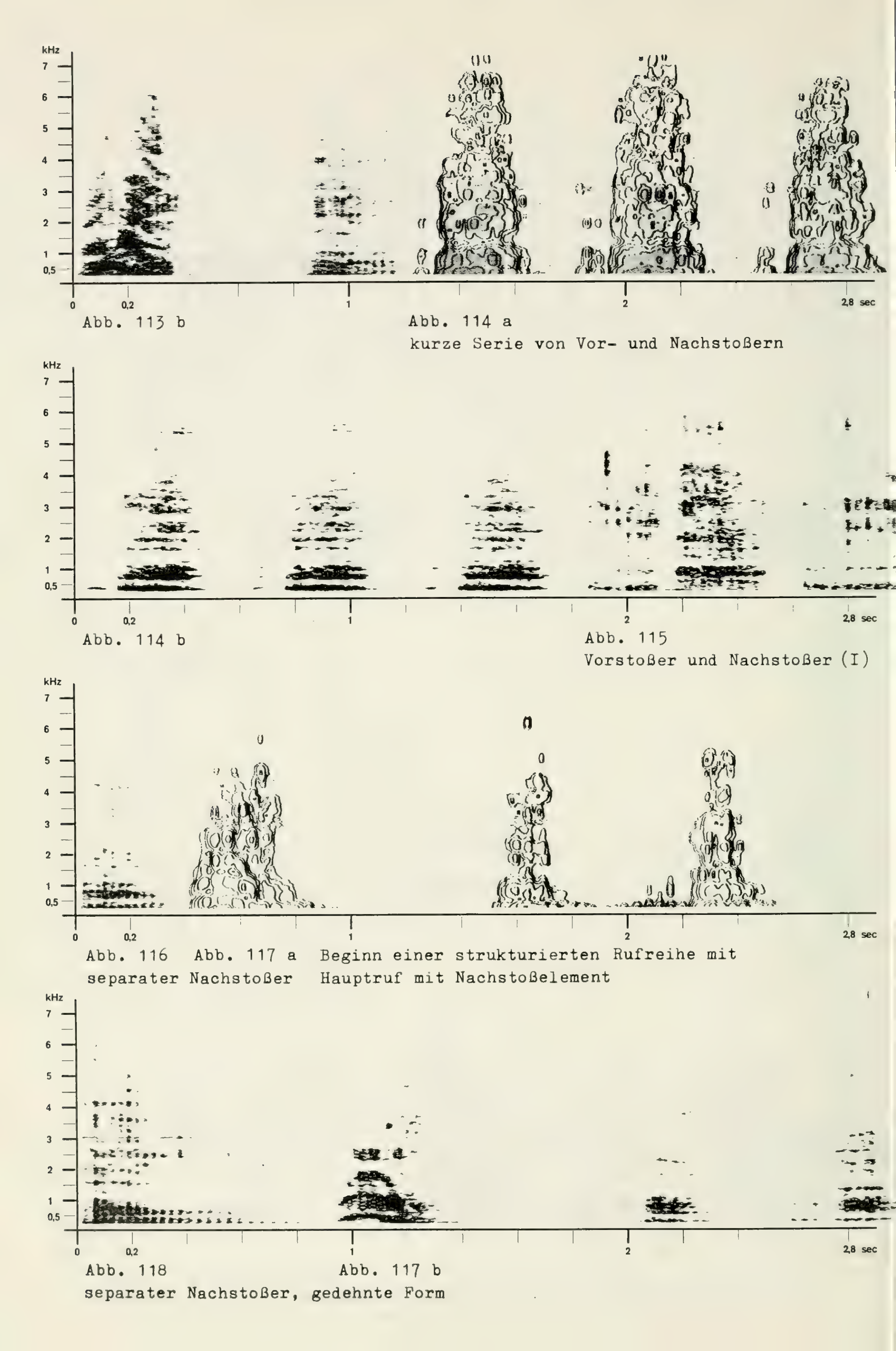



Abb. 113 b

Abb. 114 a
kurze Serie von Vor- und Nachstoßern

Abb. 114 b

Abb. 115
Vorstoßer und Nachstoßer (I)

Abb. 116 Abb. 117 a Beginn einer strukturierten Rufreihe mit
separater Nachstoßer Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 118 Abb. 117 b
separater Nachstoßer, gedehnte Form

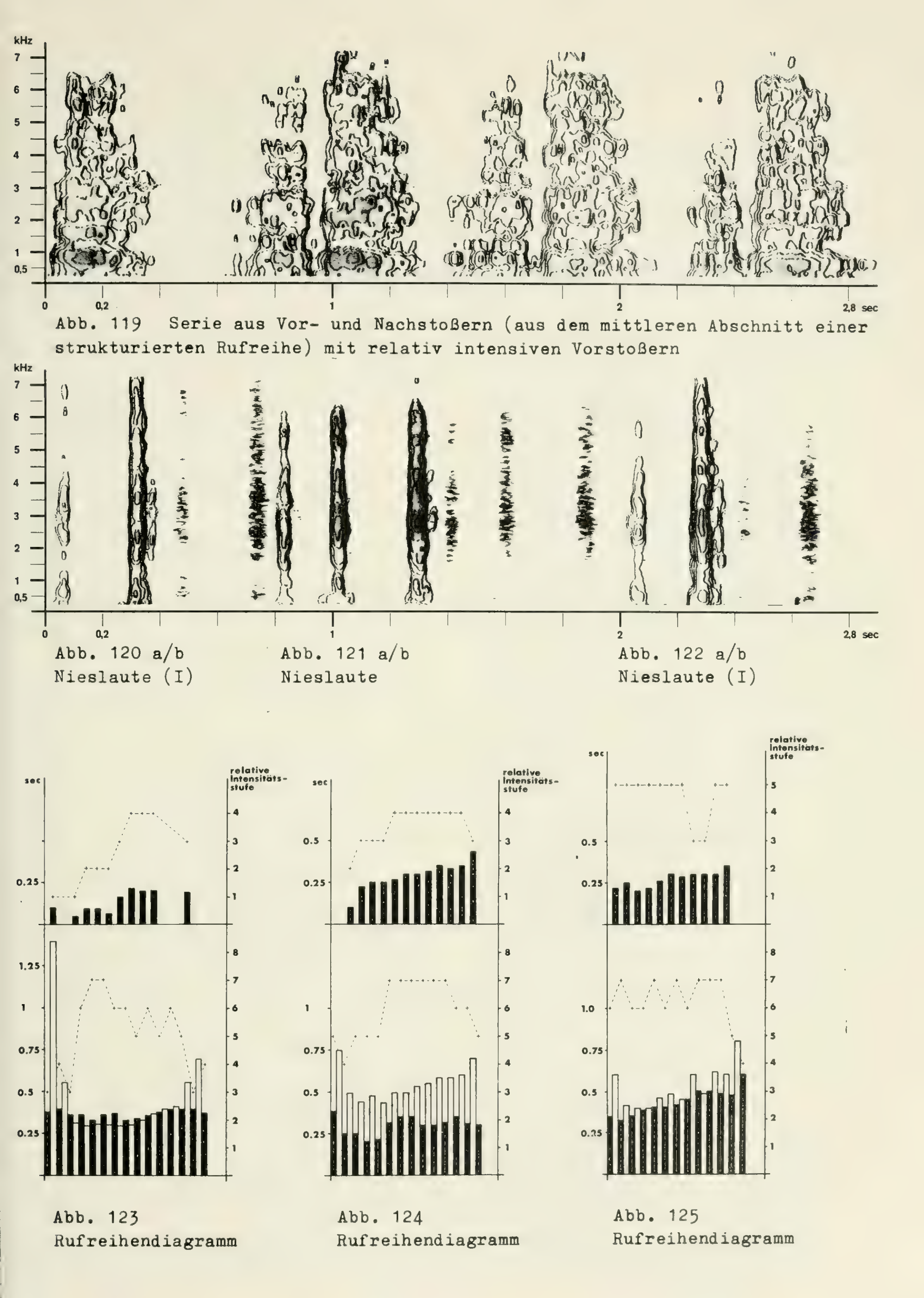



Abb. 119 Serie aus Vor- und Nachstoßern (aus dem mittleren Abschnitt einer strukturierten Rufreihe) mit relativ intensiven Vorstoßern

Abb. 120 a/b
Nieslaute (I)

Abb. 121 a/b
Nieslaute

Abb. 122 a/b
Nieslaute (I)

Abb. 123
Rufreihendiagramm

Abb. 124
Rufreihendiagramm

Abb. 125
Rufreihendiagramm

| | M | Hm | sN | N | V | sR | Pu |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Lauterzeugung | k | k | k | k | k | k | k/n |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | in | (in) u. ex | ex |
| rel. Intens. | g – m | (g–m) – h | g – m | g – m – h | g | (g–m) – h | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | + rh im Nel | + rh | + rh | + rh | + | – |
| Lautdauer [sec] | 0.4–1.8 | 0.8–1.8 | 0.3–1.3 | 0.3–0.6 | – | 25–90 | – |
| Kopplung | (+) | – | – | – | – | – | – |
| Reihung | ar/(rh) | ar/rh | ar/(rh) | rh | rh | rh | ar |
| Pausendauer [sec] | – | >3 ↓ ca. 0.8 | – | 0.5–0.7 | – | – | – |
| Silbigkeit | (+) | + | – | – | – | – | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.2–7 | 0.1–>7 | 0.1–>7 | 0.1–>7 | – | – | – |
| Grundanteile [kHz] | <1 | <3.5 | <4 | <4 | – | – | – |
| Intens. max. [kHz] | 0.3–0.45 | 0.25–0.45 | 0.3 | 0.3 | – | – | – |
| Frequenzverteilung | kl/sp | kl u. sp | sp | sp | sp | – | sp |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | bis 5:4 | bis 4:3 | – | – | – | – | – |
| Bemerkungen | – | – | – | – | keine Analyse | geb. aus M, Hm, (V), N | keine Analyse |

**Tab. 8: Löwe** *(Panthera leo)* **Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

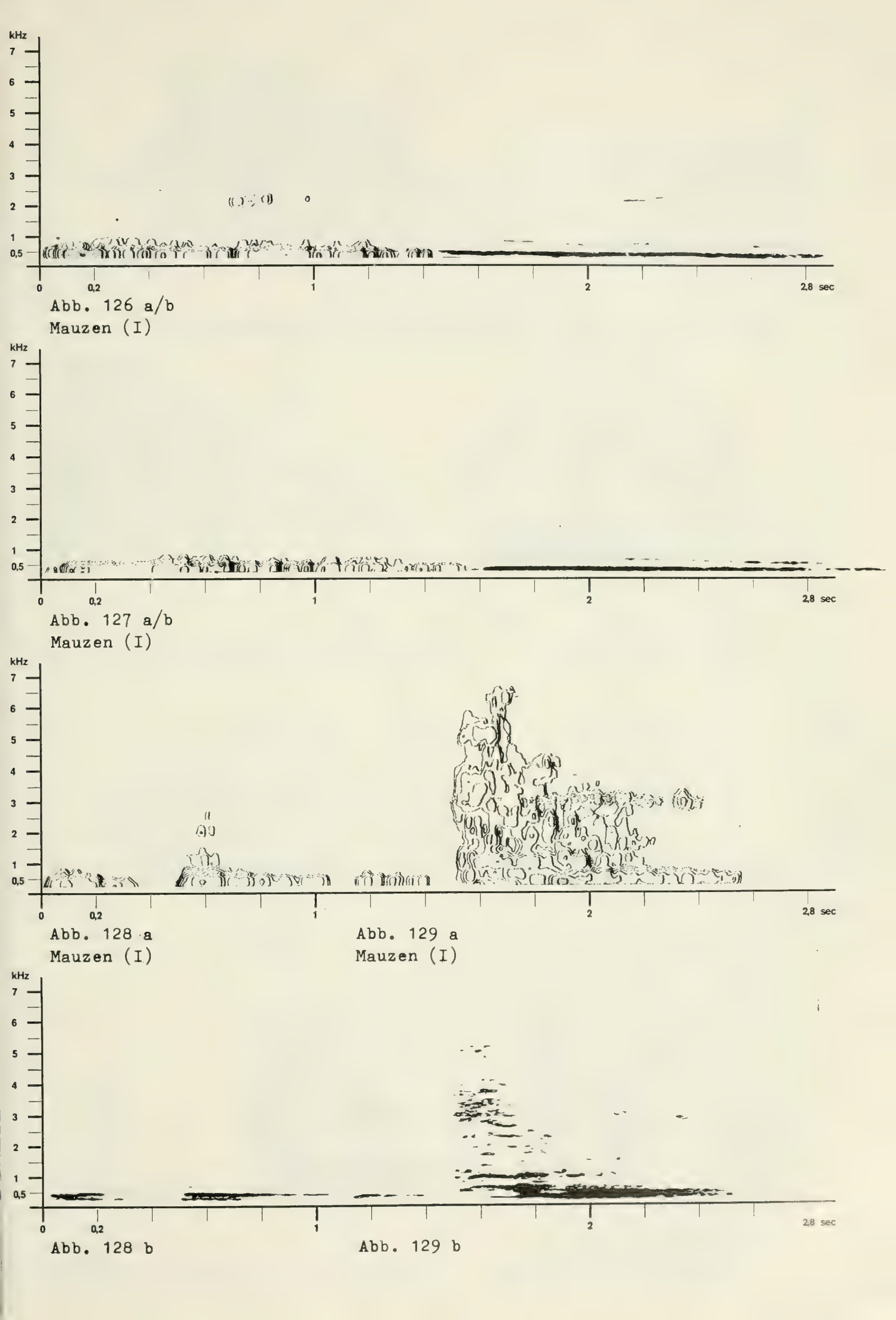



Abb. 126 a/b
Mauzen (I)

Abb. 127 a/b
Mauzen (I)

Abb. 128 a
Mauzen (I)

Abb. 129 a
Mauzen (I)

Abb. 128 b

Abb. 129 b

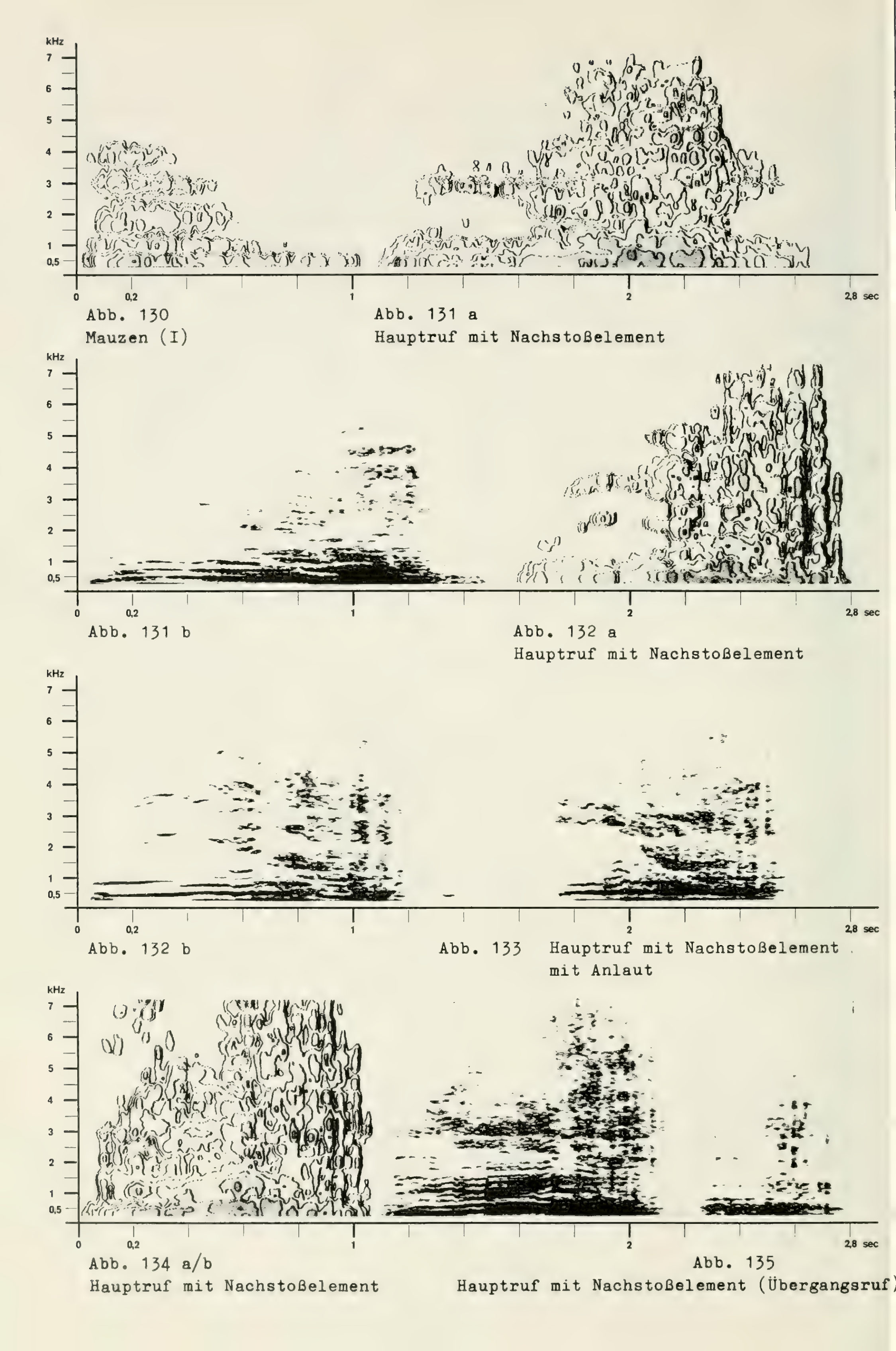



Abb. 130
Mauzen (I)

Abb. 131 a
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 131 b

Abb. 132 a
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 132 b

Abb. 133 Hauptruf mit Nachstoßelement mit Anlaut

Abb. 134 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 135
Hauptruf mit Nachstoßelement (Übergangsruf)

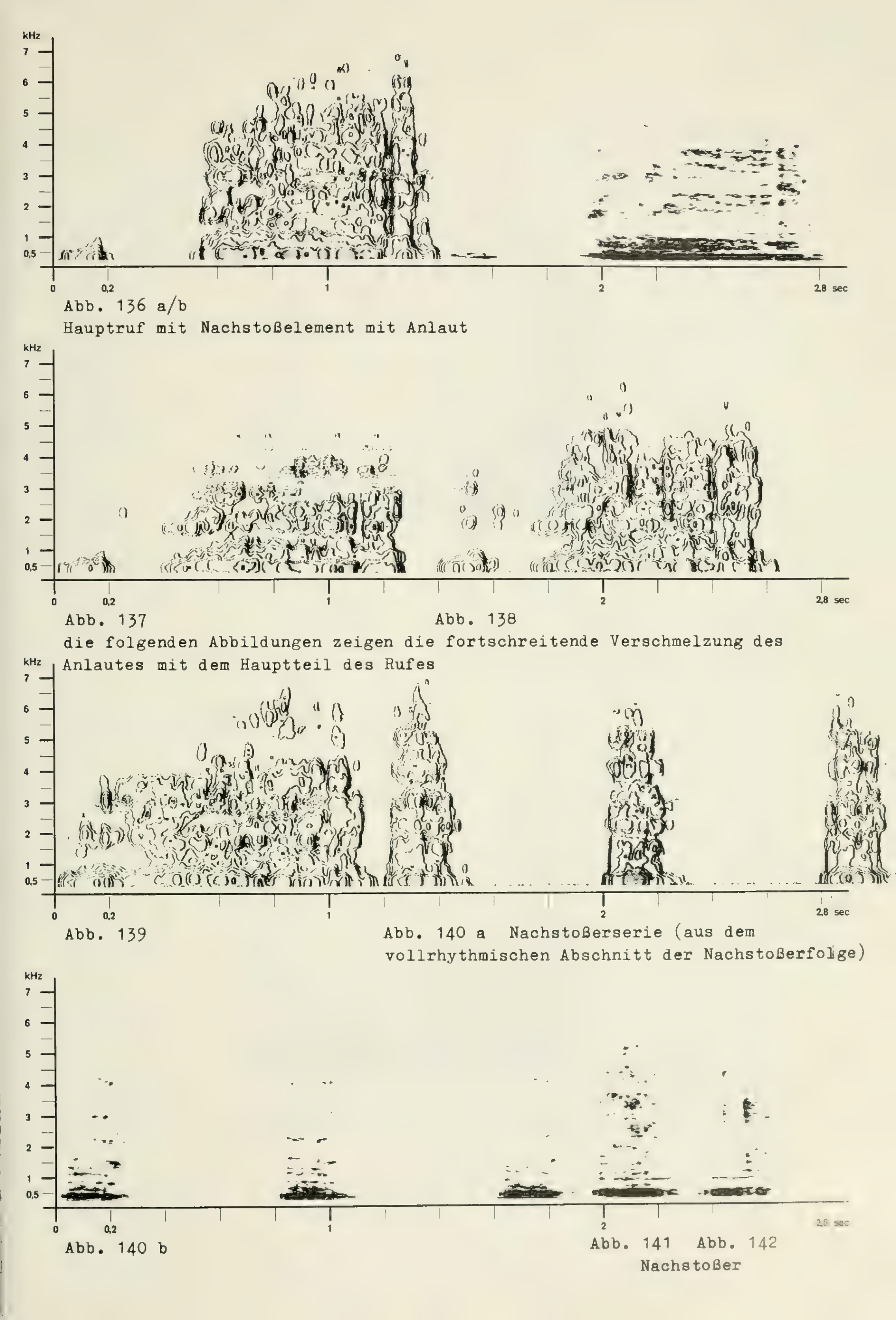



Abb. 136 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement mit Anlaut

Abb. 137

Abb. 138

die folgenden Abbildungen zeigen die fortschreitende Verschmelzung des Anlautes mit dem Hauptteil des Rufes

Abb. 139

Abb. 140 a Nachstoßerserie (aus dem vollrhythmischen Abschnitt der Nachstoßerfolge)

Abb. 140 b

Abb. 141 Abb. 142
Nachstoßer

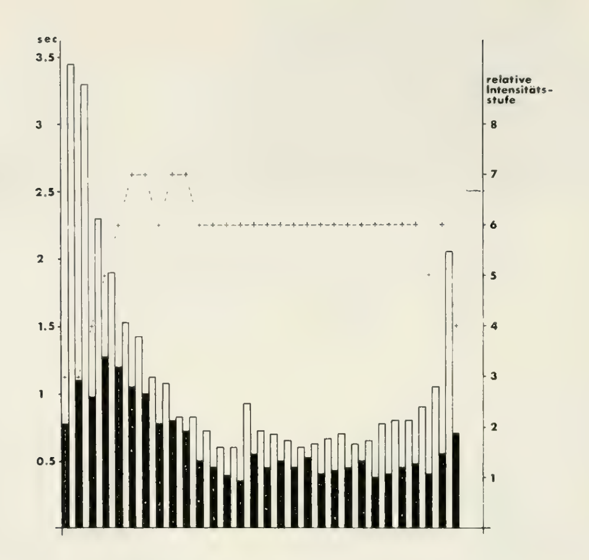



Abb. 143
Rufreihendiagramm

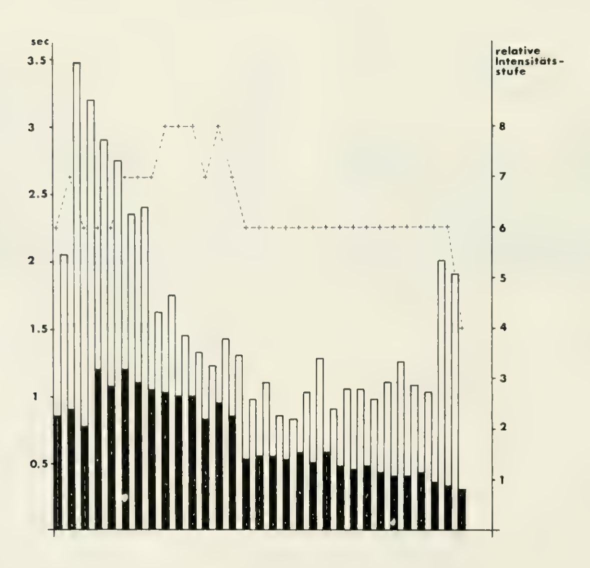



Abb. 144
Rufreihendiagramm

| | Hm | N | sR |
|---|---|---|---|
| Laut-<br>erzeugung | k | k | k |
| Atmungs-<br>phase | ex | ex | ex |
| rel.<br>Intens. | (g–m) – h | g – (m) | (m) – h |
| interner<br>Intens.<br>wechsel | +<br>im Nel | rh | + |
| Lautdauer<br>[sec] | 0.9–2.2 | 0.6–0.9 | 17–40 |
| Kopp-<br>lung | – | – | – |
| Reihung | ar/(rh) | (rh) | (rh) |
| Pausendauer<br>[sec] | 0.9–1.5 | 0.9–1.5 | – |
| Silbig-<br>keit | + | – | – |
| Frequenzbereich<br>[kHz] | 0.15–7 | 0.15–3.5 | – |
| Grundanteile<br>[kHz] | <2 | <1 | – |
| Intens. max.<br>[kHz] | 0.3 | 0.2–0.3 | – |
| Frequenz-<br>verteilung | kl u. sp | sp | – |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | 4:3 | – | – |
| Bemerkungen | – | selten | nur in Ansätzen<br>ausgeb. |

**Tab. 9: Tigon Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

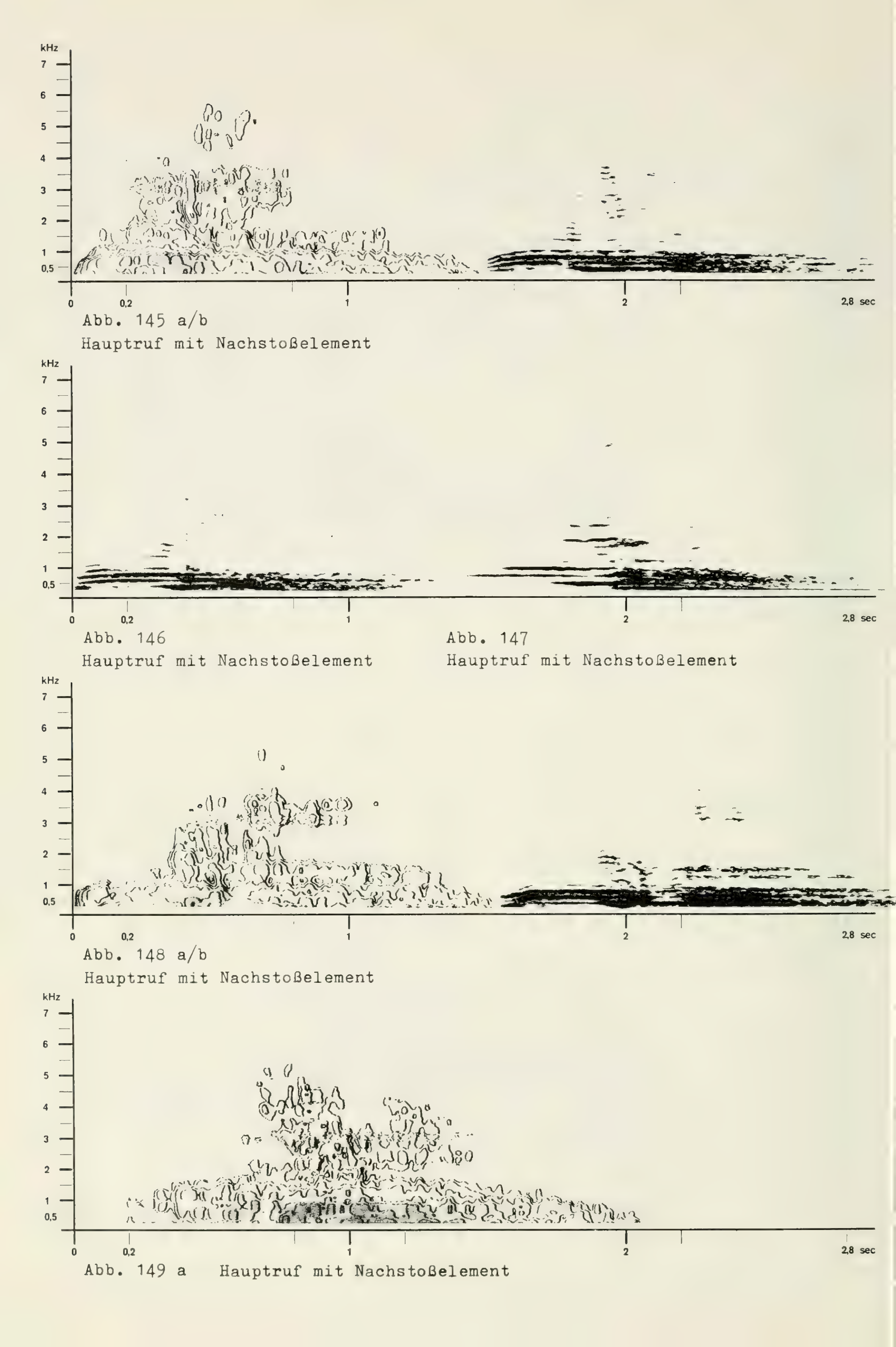


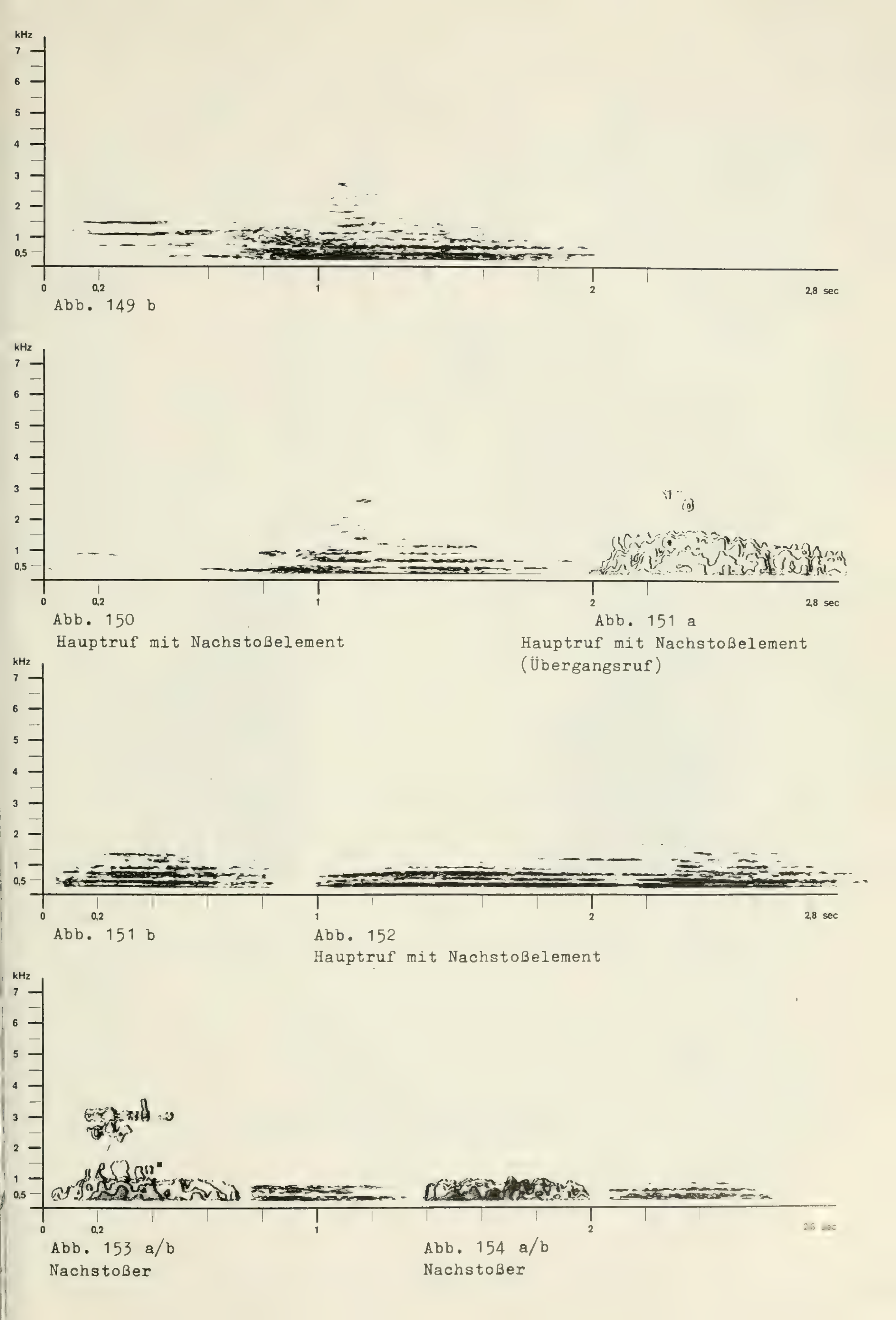

Abb. 145 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 146
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 147
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 148 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 149 a Hauptruf mit Nachstoßelement


kHz
7
6
5
4
3
2
1
0,5
0
0,2
1
2
2,8 sec
Abb. 149 b
Abb. 150
Hauptruf mit Nachstoßelement
Abb. 151 a
Hauptruf mit Nachstoßelement
(Übergangsruf)
Abb. 151 b
Abb. 152
Hauptruf mit Nachstoßelement
Abb. 153 a/b
Nachstoßer
Abb. 154 a/b
Nachstoßer

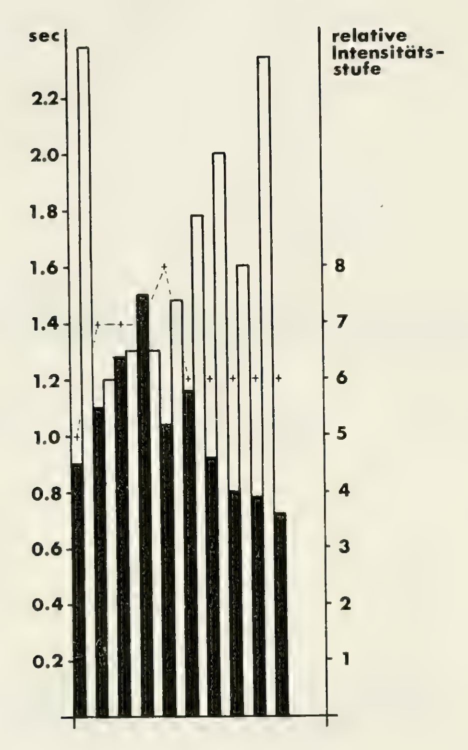



Abb. 155
Rufreihendiagramm

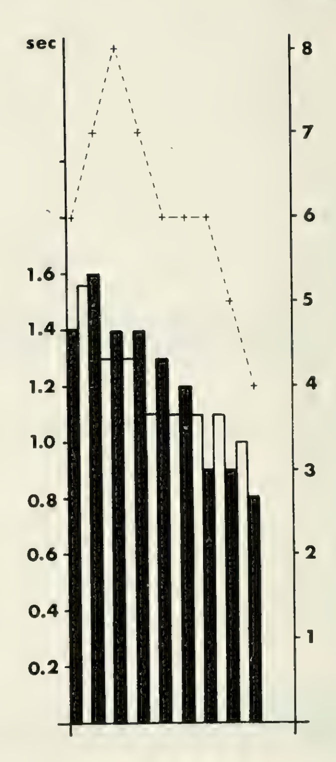



Abb. 156
Rufreihendiagramm

| | Hm | N | V | sR |
|---|---|---|---|---|
| Laut-<br>erzeugung | k | k | k | k |
| Atmungs-<br>phase | ex | ex | in | ex u. in |
| rel.<br>Intens. | m – (h) | g – m | g | m – (h) |
| interner<br>Intens.<br>wechsel | +<br>rh im Nel | +<br>rh | +<br>rh | + |
| Lautdauer<br>[sec] | – | 0.3 | 0.07 – 0.2 | 6 – 11.5 |
| Kopplung | – | – | – | – |
| Reihung | ar/rh | rh | rh | rh |
| Pausendauer<br>[sec] | – | 0.2–0.3 | 0.4 | – |
| Silbig-<br>keit | + | – | – | – |
| Frequenzbereich<br>[kHz] | – | 0.2–7 | 0.4–5 | – |
| Grundanteile<br>[kHz] | – | <2 | <1.5 | – |
| Intens. max.<br>[kHz] | – | 0.5–0.6 | 0.6–0.8 | – |
| Frequenz-<br>verteilung | kl u. sp | sp | sp | – |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | – | – | – | – |
| Bemerkungen | keine<br>Analysen | – | – | geb. aus<br>(Hm), N, V |

**Tab. 10: Leguar Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

Abb. 157 a/b
Nachstoßer mit jeweils anschließendem Vorstoßer

Abb. 158 Serie aus Nachstoßern mit jeweils anschließendem Vorstoßer unterschiedlicher relativer Intensität (aus dem vollrhythmischen Abschnitt einer strukturierten Rufreihe)

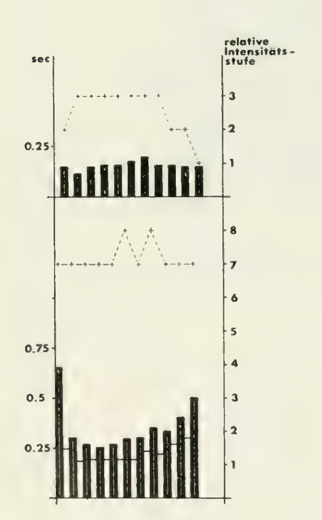



Abb. 159
Rufreihendiagramm

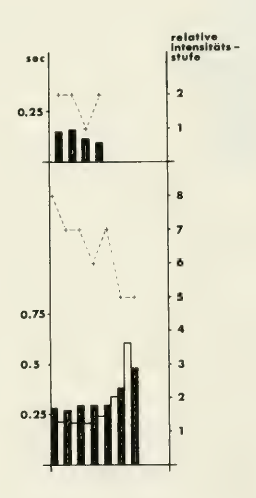



Abb. 160
Rufreihendiagramm

| | Hm | N | V | sR |
|---|---|---|---|---|
| Laut-erzeugung | k | k | k | k |
| Atmungs-phase | ex | ex | in | ex u. in |
| rel. Intens. | (g–m) – h | (g) – m | g – (m) | (g–m) – h |
| interner Intens. wechsel | +<br>rh im Nel | +<br>rh | +<br>rh | + |
| Lautdauer [sec] | 0.6–1.3 | 0.5–0.9 | 0.075–0.25 | 7–30 |
| Kopplung | – | – | – | – |
| Reihung | ar/(rh) | (rh) | (rh) | (rh) |
| Pausendauer [sec] | 0.6<br>↓<br>0.2–0.3 | 0.2–0.3 | 0.7–1.0 | – |
| Silbig-keit | + | – | – | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.15–>7 | 0.15–7 | 0.15–4 | – |
| Grundanteile [kHz] | 0.15–>3 | <4 | <2 | – |
| Intens. max. [kHz] | 0.25–0.65 | 0.2–0.3 | 0.3 | – |
| Frequenz-verteilung | (kl) u. sp | sp | sp | – |
| Tonhöhen-wechsel i. Formante | bis 3:2 | – | – | – |
| Bemerkungen | – | – | – | nur in Ansätzen ausgeb. |

**Tab. 11: Leopon Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere**

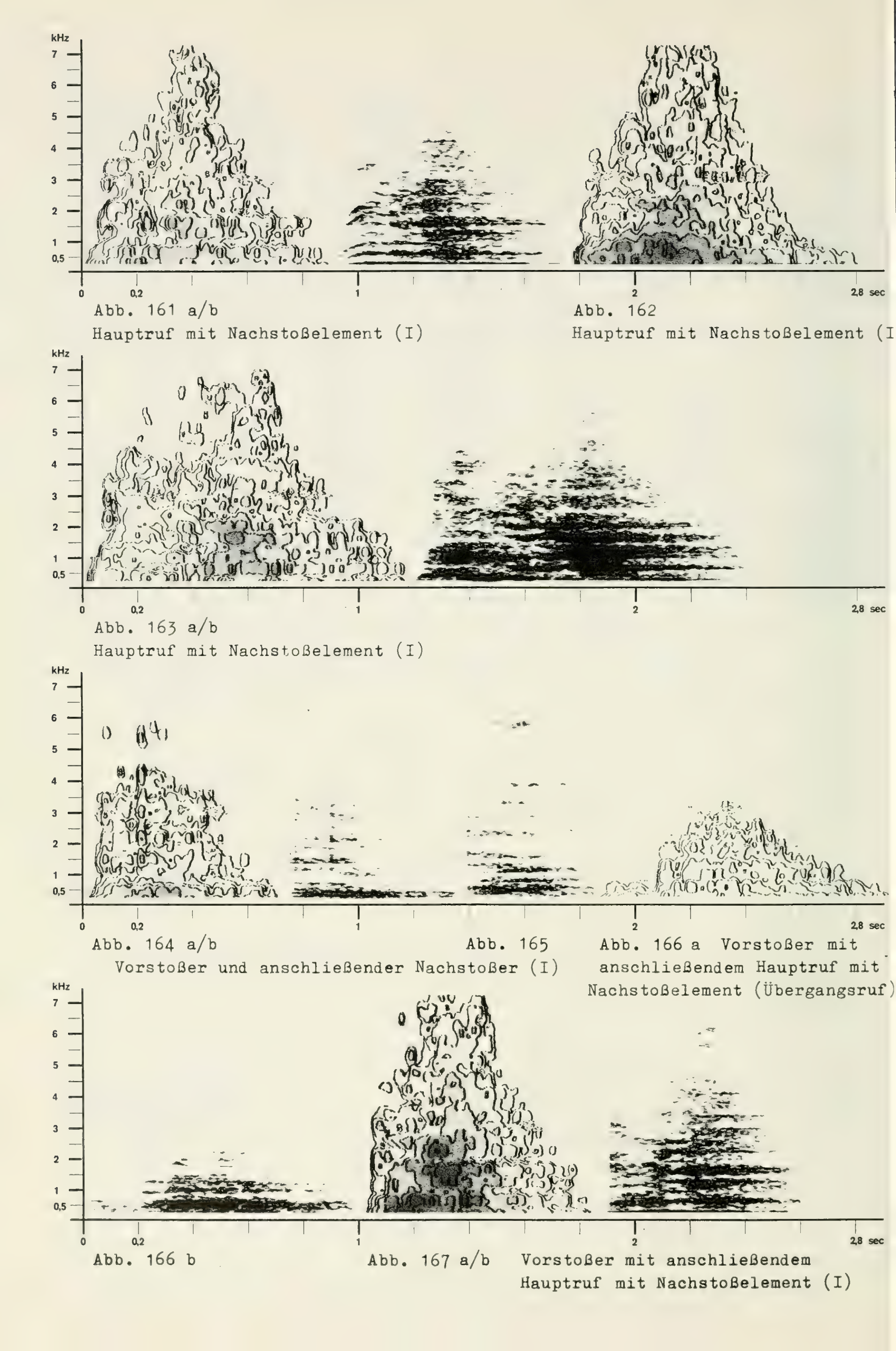



Abb. 161 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement (I)

Abb. 162
Hauptruf mit Nachstoßelement (I

Abb. 163 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement (I)

Abb. 164 a/b
Vorstoßer und anschließender Nachstoßer (I)

Abb. 165

Abb. 166 a Vorstoßer mit anschließendem Hauptruf mit Nachstoßelement (Übergangsruf)

Abb. 166 b

Abb. 167 a/b Vorstoßer mit anschließendem Hauptruf mit Nachstoßelement (I)

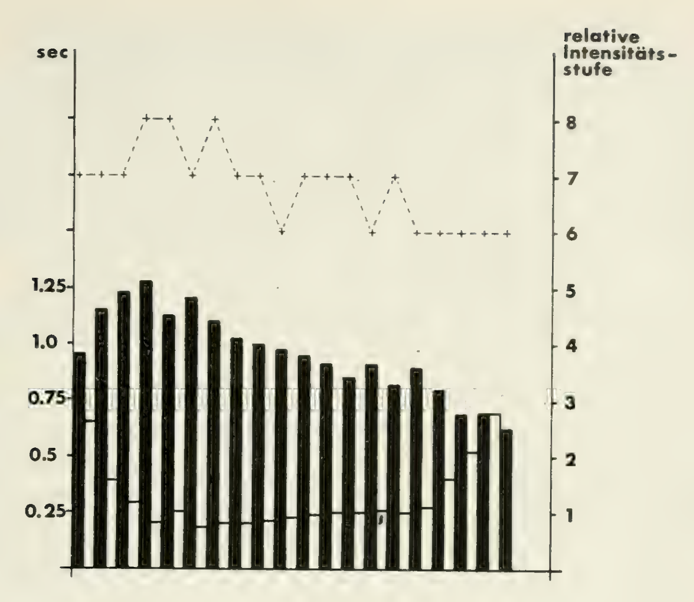



Abb. 168
Rufreihendiagramm

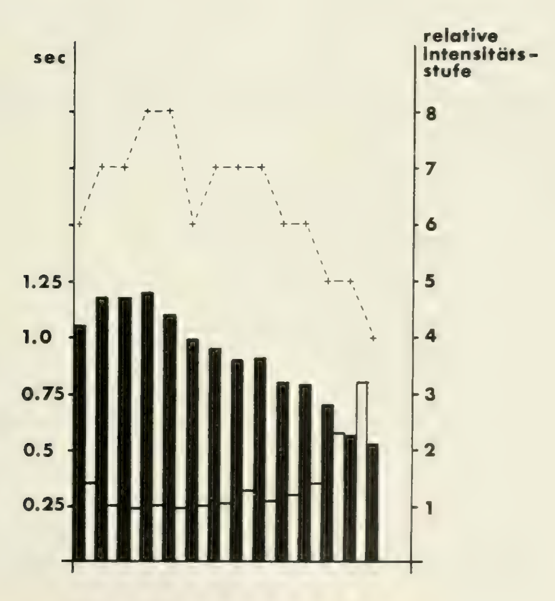



Abb. 169
Rufreihendiagramm

| | M | H | Hm | sN | N | V | sR | Pr | Ni | Pu | Sch | G | W | Z | Cop | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | | | | | | | ♂ | ♀ |
| *Puma concolor* | + | + | – | – | – | – | – | – | – | – | + | + | + | + | + | + |
| *Uncia uncia* | + | + | – | – | – | – | – | + | – | – | (–) | – | – | – | + | +? |
| *Neofelis nebulosa* | + | + | (+) | – | – | – | – | + | – | – | (–) | – | – | – | +? | +? |
| *Panthera tigris* | + | + | + | – | – | – | – | + | – | – | –? | – | – | – | + | +? |
| *Panthera onca* | + | + | + | + | + | (+) | + | + | – | – | – | – | – | – | + | +? |
| *Panthera pardus* | + | + | + | + | + | + | + | – | + | – | – | – | – | – | + | + |
| *Panthera leo* | + | – | + | + | + | (+) | + | – | – | + | – | – | – | – | + | + |
| Tigon | +? | –? | + | (–) | (+) | –? | +* | –? | – | –? | –? | – | – | – | +? | +? |
| Leguar | +? | +? | + | +? | + | + | + | –? | –? | – | – | – | – | – | +? | +? |
| Leopon | +? | –? | + | +? | + | + | +* | – | –? | –? | – | – | – | – | +? | +? |

**Tab. 12: Lautelemente der untersuchten Felidenarten und der Hybriden in der Altersklasse VI (adulte Tiere)**

Zeichenerklärung:

- + : Lautform vorhanden
- (+) : selten ausgebildet
- +? : wahrscheinlich vorhanden
- +* : in Ansätzen ausgebildet
- (–) : eventuell ausgebildet
- –? : wahrscheinlich nicht vorhanden
- – : nicht ausgebildet

| | AK I | AK II | AK III | AK IV | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Q | Vr | Vr | Vr | Sch |
| Laut-erzeugung | k | k | k | k | k |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex/in |
| rel. Intens. | (g–m) – h | g – m – h | g – m – h | g – m – h | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | (+) | +<br>rh |
| Lautdauer [sec] | 0.25–0.7 | 0.25–0.5 | 0.25–0.75 | 0.15–0.55 | <1 bis mehrere |
| Kopplung | ? | ? | ? | ? | + |
| Reihung | ar | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | – |
| Silbig-keit | (+) | (+) | (+) | (+) | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.3–>7 | 2–>7 | 1–7 | 0.3–>7 | 0.2–3 |
| Grundanteile [kHz] | 3–6 | 3–5 | 2–6 | 2–5 | <1 |
| Intens. max. [kHz] | 4–5 | 3–4 | 5.5–6.5<br>↓<br>3 | 3.0<br>↓<br>2.5 | 0.3 |
| Frequenz-verteilung | sp | kl/(sp) | kl/sp | kl/(sp) | sp |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | – | bis 2:1 | bis 4:1 | bis 4:1 | – |
| Bemerkungen | – | – | – | – | Analysen unvollst. |

**Tab. 13: Puma *(Puma concolor)* Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

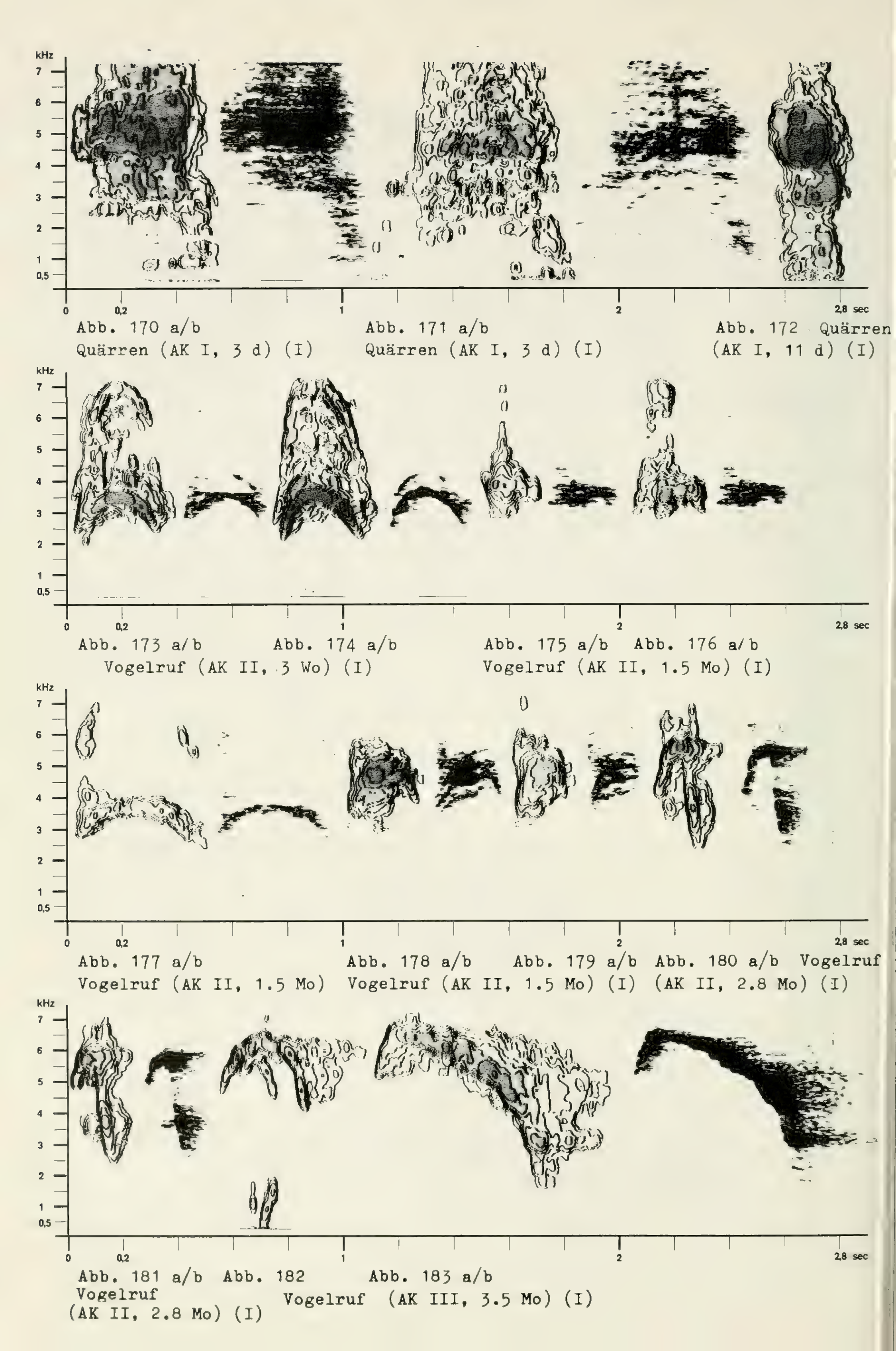



Abb. 170 a/b
Quärren (AK I, 3 d) (I)

Abb. 171 a/b
Quärren (AK I, 3 d) (I)

Abb. 172 Quärren
(AK I, 11 d) (I)

Abb. 173 a/b Abb. 174 a/b
Vogelruf (AK II, 3 Wo) (I)

Abb. 175 a/b Abb. 176 a/b
Vogelruf (AK II, 1.5 Mo) (I)

Abb. 177 a/b
Vogelruf (AK II, 1.5 Mo)

Abb. 178 a/b Abb. 179 a/b
Vogelruf (AK II, 1.5 Mo) (I)

Abb. 180 a/b Vogelruf
(AK II, 2.8 Mo) (I)

Abb. 181 a/b
Vogelruf
(AK II, 2.8 Mo) (I)

Abb. 182 Abb. 183 a/b
Vogelruf (AK III, 3.5 Mo) (I)

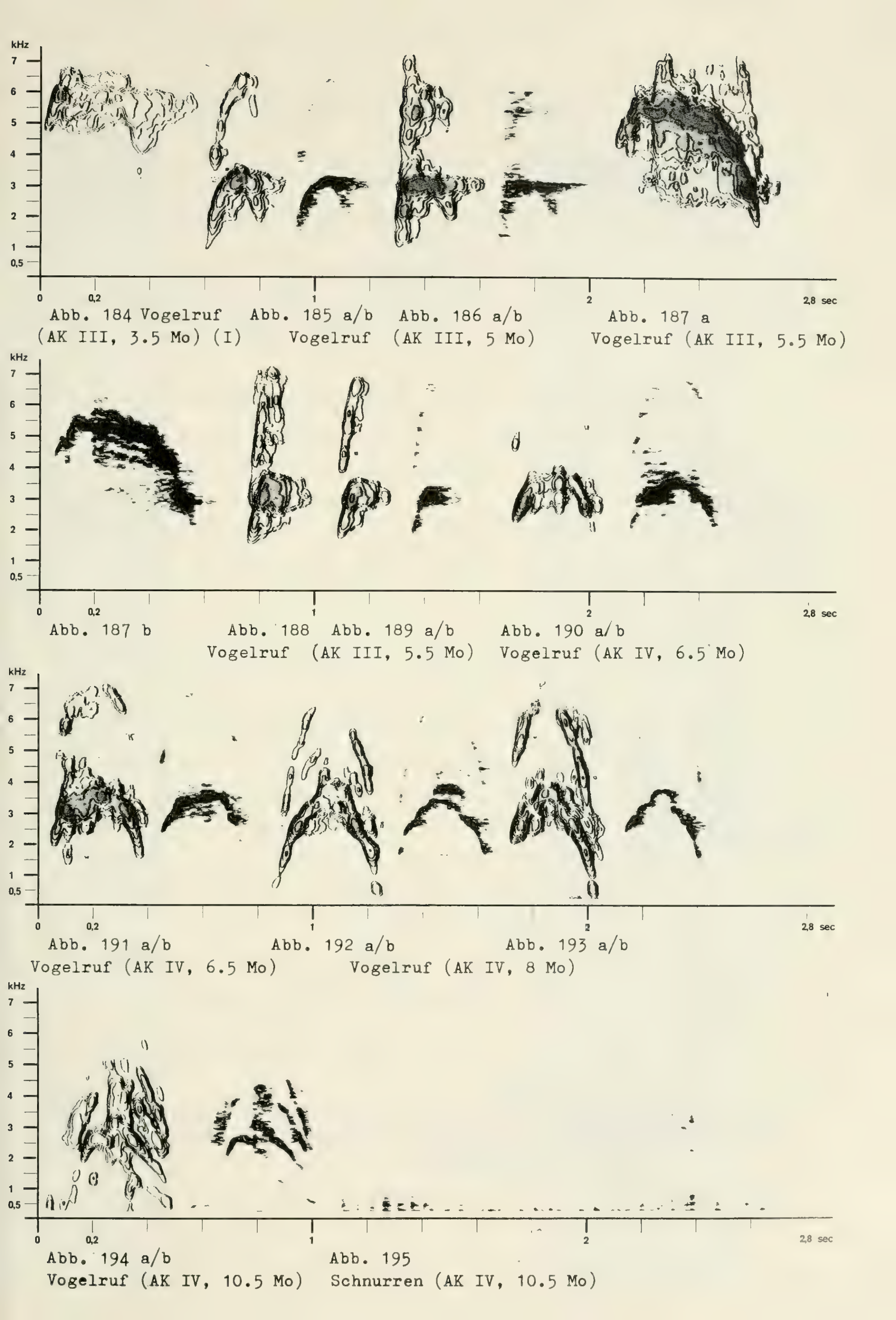



Abb. 184 Vogelruf (AK III, 3.5 Mo) (I)
Abb. 185 a/b Vogelruf
Abb. 186 a/b (AK III, 5 Mo)
Abb. 187 a Vogelruf (AK III, 5.5 Mo)

Abb. 187 b
Abb. 188 Vogelruf
Abb. 189 a/b (AK III, 5.5 Mo)
Abb. 190 a/b Vogelruf (AK IV, 6.5 Mo)

Abb. 191 a/b Vogelruf (AK IV, 6.5 Mo)
Abb. 192 a/b Vogelruf (AK IV, 8 Mo)
Abb. 193 a/b

Abb. 194 a/b Vogelruf (AK IV, 10.5 Mo)
Abb. 195 Schnurren (AK IV, 10.5 Mo)

| | AK II | AK III | AK IV | AK V | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Q | M | M | M | Pr |
| Lauterzeugung | k | k | k | k | k/n |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | (g) – m – h | g – m – (h) | g – m | g – m | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | (+) | + rh |
| Lautdauer [sec] | 0.3–1.5 | 0.15–1 | 0.2–0.75 | 0.3–0.6 | 0.3–0.7 |
| Kopplung | + | + | + | + | + (an Mauzen) |
| Reihung | ar | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) | (+) | (+) | – |
| Frequenz-bereich [kHz] | 0.4–4.5 | 0.25–7 | 0.2–>7 | 0.2–6 | 0.1–>7 |
| Grundanteile [kHz] | 1.5–4 | 1.8–4 | 1–3 | 1.5–3 | <3 |
| Intens. max. [kHz] | 2–3 | 2.8 | 1.6–2.7 | 1.9 | 0.4–0.5 |
| Frequenz-verteilung | sp/(kl) | kl | kl | kl | sp |
| Tonhöhen-wechsel i. Formante | bis 3:1 ? | bis >2:1 | bis 2:1 | bis 5:3 | – |
| Bemerkungen | Analysen unvollst. | – | – | – | – |

**Tab. 14: Nebelparder *(Neofelis nebulosa)* Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

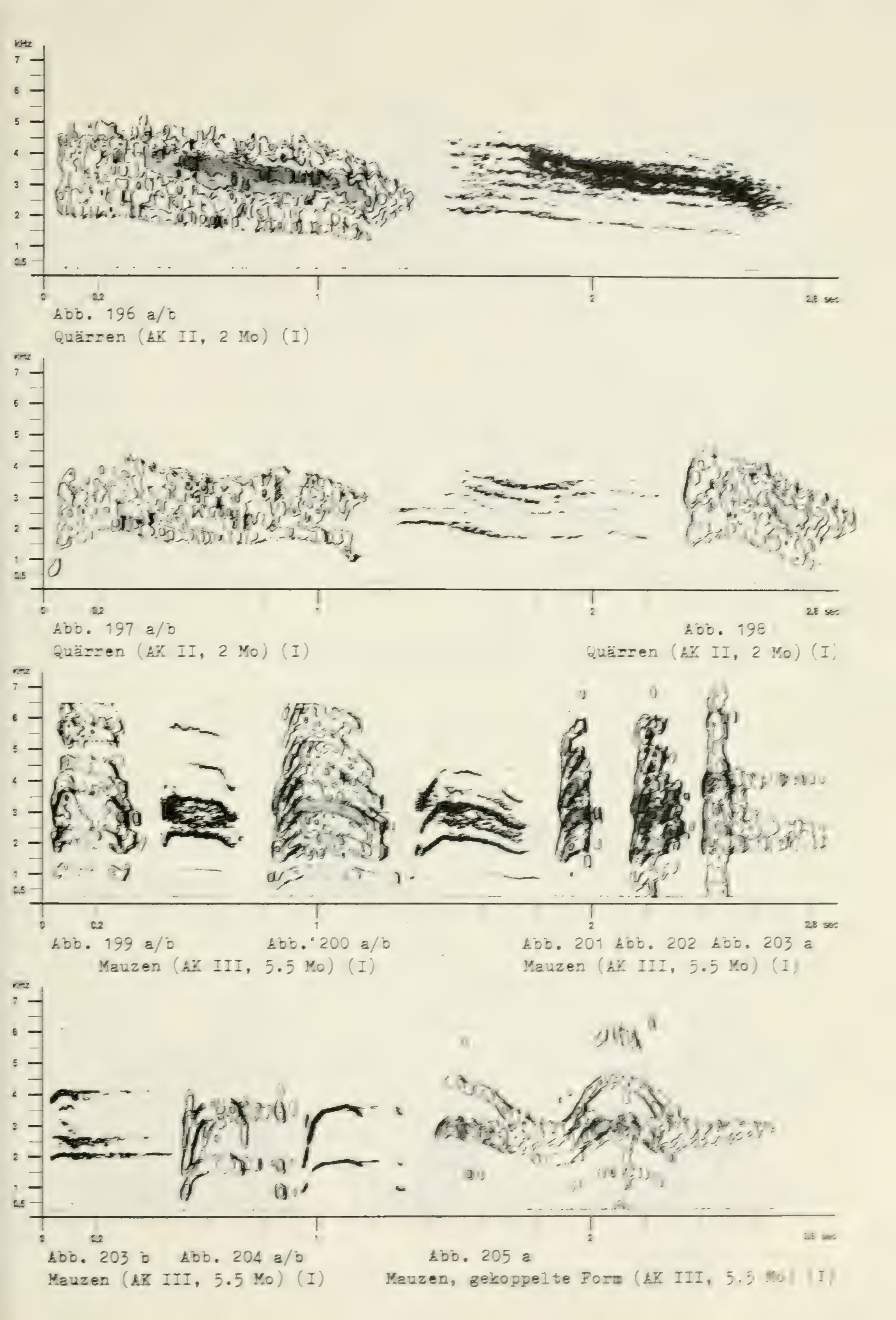



Abb. 196 a/b
Quärren (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 197 a/b
Quärren (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 198
Quärren (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 199 a/b Abb. 200 a/b
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

Abb. 201 Abb. 202 Abb. 203 a
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

Abb. 203 b Abb. 204 a/b
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

Abb. 205 a
Mauzen, gekoppelte Form (AK III, 5.5 Mo) (I)

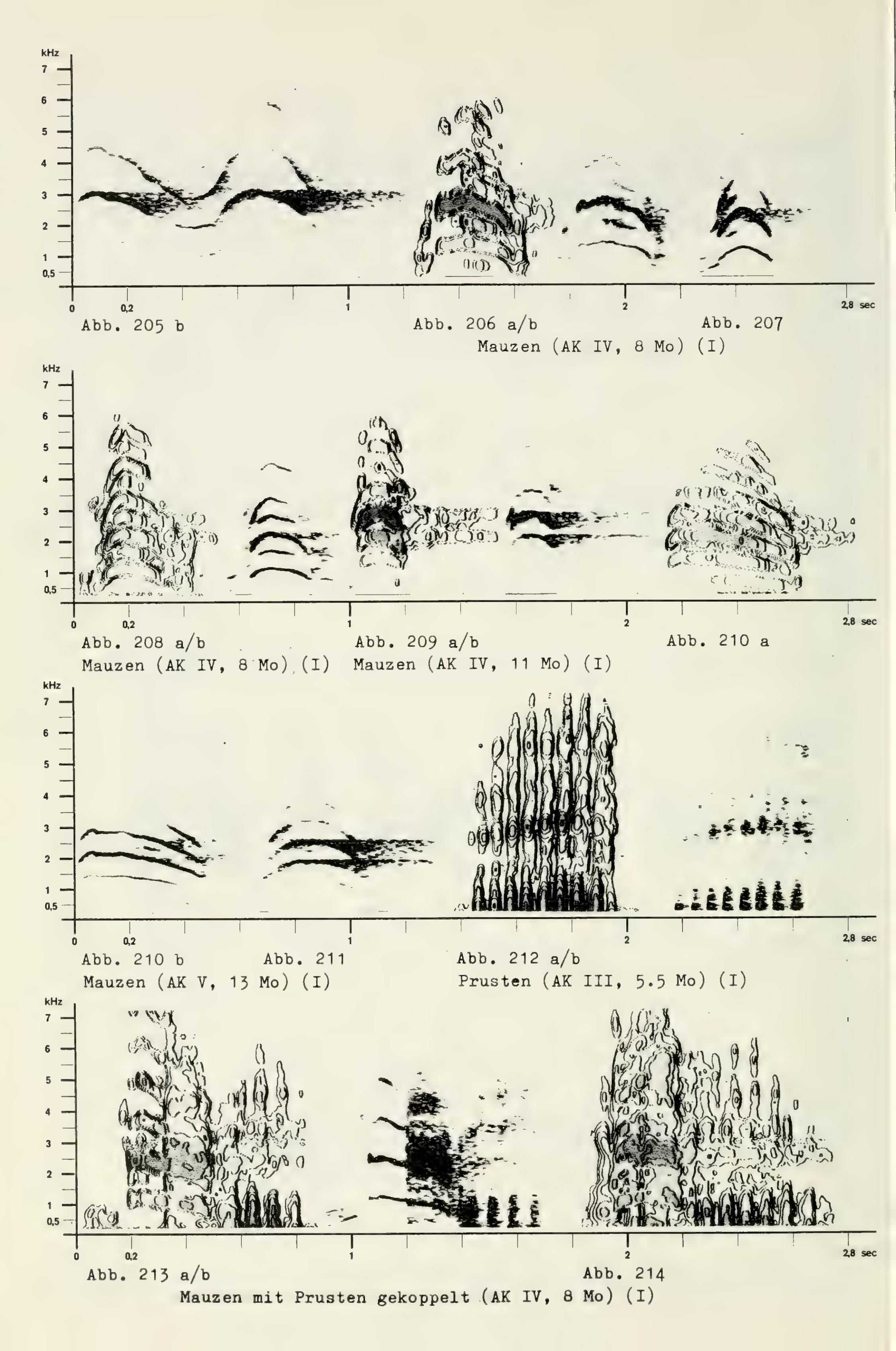



Abb. 205 b Abb. 206 a/b Abb. 207

Mauzen (AK IV, 8 Mo) (I)

Abb. 208 a/b Abb. 209 a/b Abb. 210 a

Mauzen (AK IV, 8 Mo) (I) Mauzen (AK IV, 11 Mo) (I)

Abb. 210 b Abb. 211 Abb. 212 a/b

Mauzen (AK V, 13 Mo) (I) Prusten (AK III, 5.5 Mo) (I)

Abb. 213 a/b Abb. 214

Mauzen mit Prusten gekoppelt (AK IV, 8 Mo) (I)

| | AK III | | AK V | |
|---|---|---|---|---|
| | Q | M | M | H |
| Laut-erzeugung | k | k | k | k |
| Atmungs-phase | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | (g–m) – h | g – m | g – m | m – h |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | (+) |
| Lautdauer [sec] | 0.4–1.2 | 0.3–0.8 | 0.3–0.8 | 0.4–1.5 |
| Kopplung | (+) | + | + | + |
| Reihung | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – |
| Silbig-keit | (+) | (+) | (+) | + |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.5–>7 | 0.5–>7 | 0.2–>7 | 0.2–>7 |
| Grundanteile [kHz] | 1.5–6 | 3–5 | 0.3–3 | <3.5 |
| Intens. max. [kHz] | 2–4 | 2.8–3.3 | 0.6–2.2 | 0.7–1 |
| Frequenz-verteilung | sp | kl/(sp) | kl/(sp) | kl/(sp) |
| Tonhöhen-wechsel i. Formante | – | bis >2:1 | ca. 7:5 | bis >2:1 |
| Bemerkungen | – | – | – | – |

**Tab. 15: Schneeleopard** *(Uncia uncia)* **Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

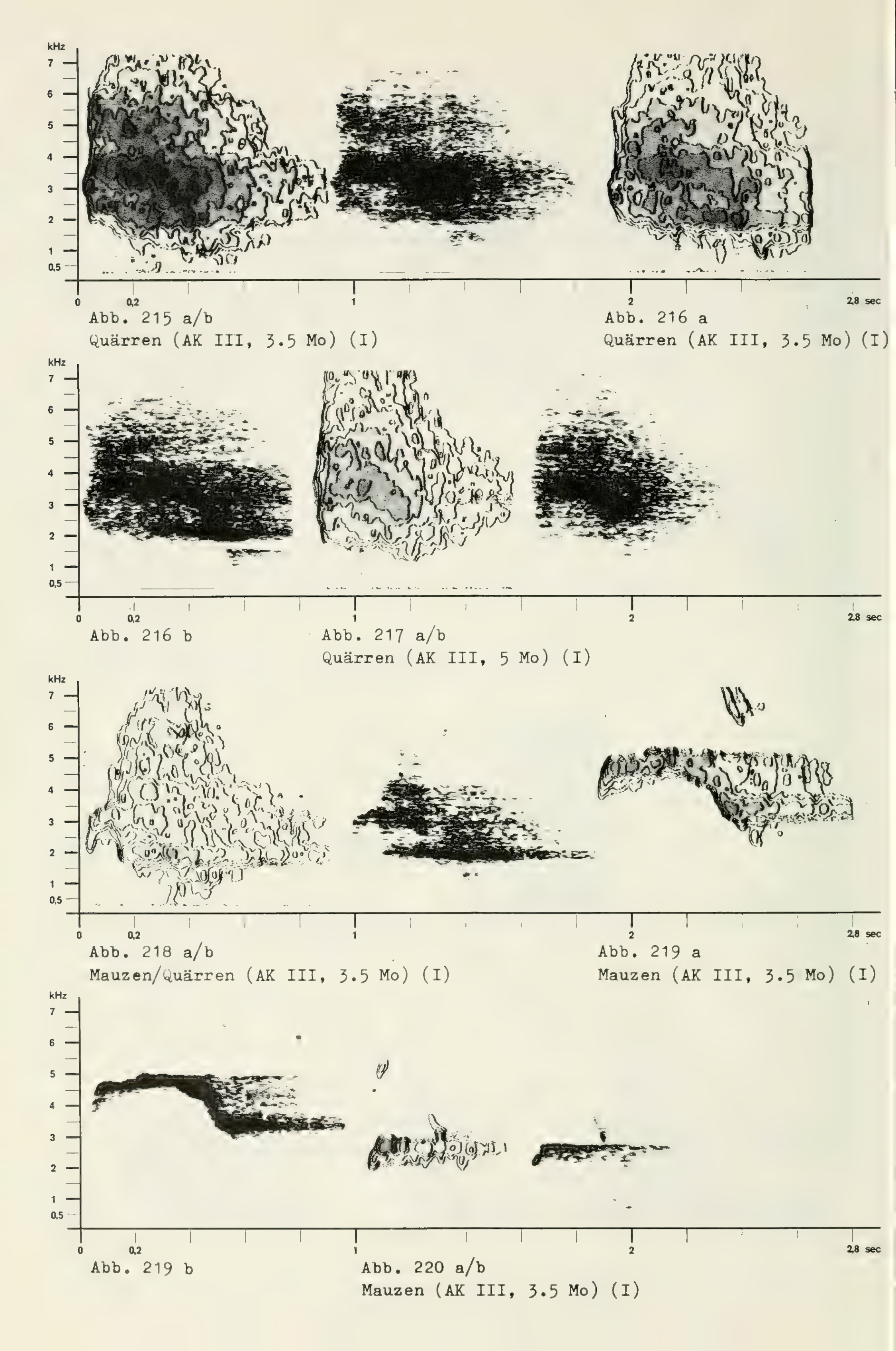



Abb. 215 a/b
Quärren (AK III, 3.5 Mo) (I)

Abb. 216 a
Quärren (AK III, 3.5 Mo) (I)

Abb. 216 b

Abb. 217 a/b
Quärren (AK III, 5 Mo) (I)

Abb. 218 a/b
Mauzen/Quärren (AK III, 3.5 Mo) (I)

Abb. 219 a
Mauzen (AK III, 3.5 Mo) (I)

Abb. 219 b

Abb. 220 a/b
Mauzen (AK III, 3.5 Mo) (I)

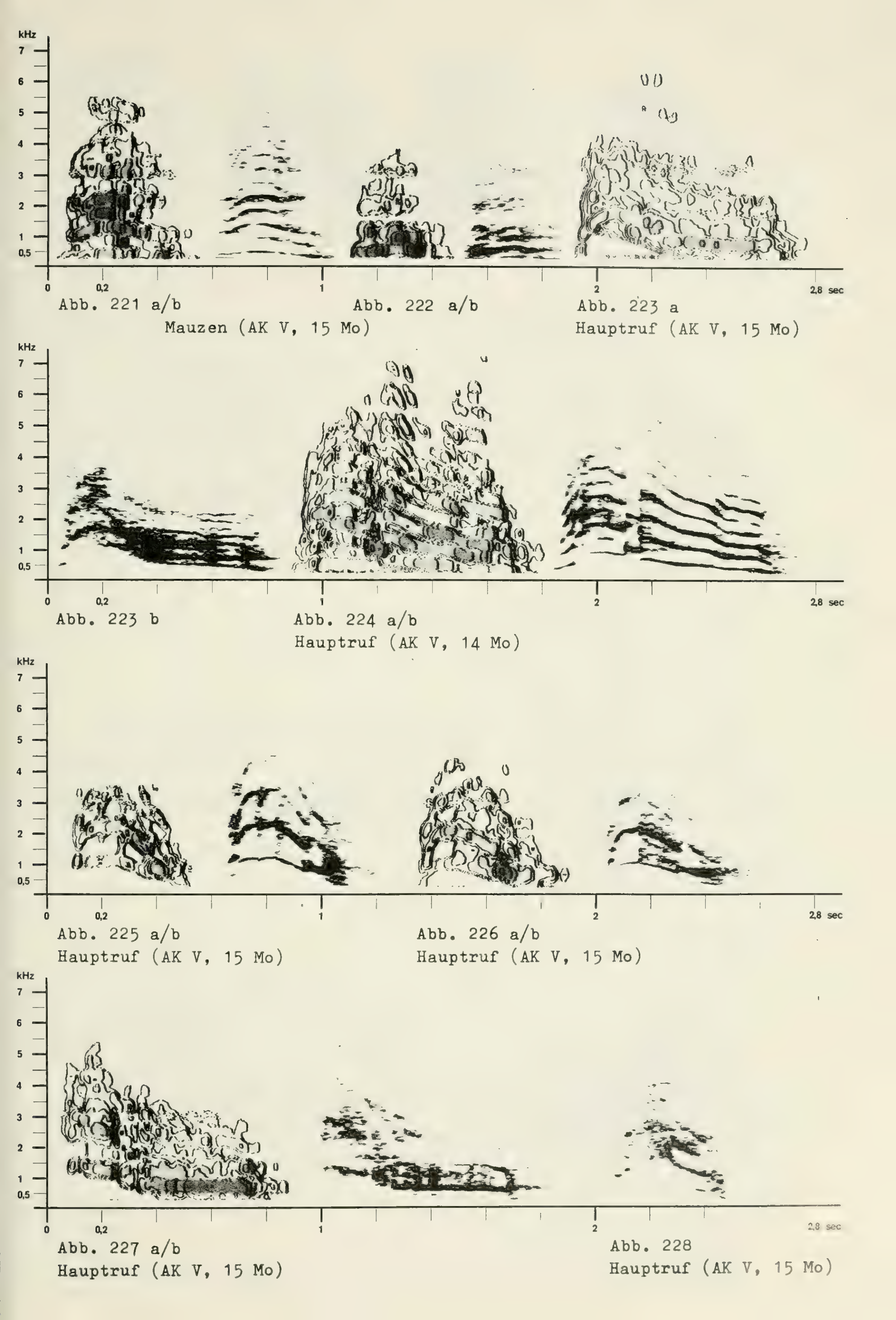



Abb. 221 a/b Abb. 222 a/b
Mauzen (AK V, 15 Mo)

Abb. 223 a
Hauptruf (AK V, 15 Mo)

Abb. 223 b

Abb. 224 a/b
Hauptruf (AK V, 14 Mo)

Abb. 225 a/b
Hauptruf (AK V, 15 Mo)

Abb. 226 a/b
Hauptruf (AK V, 15 Mo)

Abb. 227 a/b
Hauptruf (AK V, 15 Mo)

Abb. 228
Hauptruf (AK V, 15 Mo)

| | AK I | AK II | | AK III | | | AK IV | | AK V | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Q | Q | M | Q | M | H | M | Hm | M | Pr |
| Lauterzeugung | k | k | k | k | k | k | k | k | k | k/n |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex | ex | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | (g-m) – h | (g-m) – h | g – m | (m) – h | g – m | (m) – h | g – m | m – h | g – m | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) | + rh im Nel | (+) | + rh |
| Lautdauer [sec] | 0.4–1.8 | 0.3–1.8 | 0.35–1.5 | 0.3–1.5 | 0.25–2.20 | 0.9–2.0 | 0.4–3.0 | 0.7–1.2 | 0.7–5.5 | 0.3–0.8 |
| Kopplung | (+) | (+) | + | (+) | + | + | + | – | + | (+) (an Mauzen) |
| Reihung | ar | ar | ar | ar | ar | ar | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) | + | (+) | + | (+) | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.25–>7 | 0.25–>7 | 0.25–>7 | 0.25–>7 | 0.2–7 | 0.2–>7 | 0.2–7 | 0.2–7 | 0.2–6 | 0.2–>7 |
| Grundanteile [kHz] | 2–6 | 2–5 | 1.5–5 | 1–4 | <2 | <3 | <5 ↓ <3 | <2 | <2 | <1 und 2–6 |
| Intens. max. [kHz] | 2.5–3 | 3–4 ↓ 2–3 | 2–3 | 1–1.5 | 0.9–1.1 | 0.6–1 | 1 ↓ 0.7 | 0.4–0.8 | 0.5–0.7 | 0.3 ↓ 3.1 |
| Frequenzverteilung | sp/(kl) | sp/(kl) | kl | sp | kl | kl/sp | kl | kl u. sp | kl | sp |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | – | – | bis 3:2 | – | bis >7:5 | bis 7:5 | bis 3:2 | bis 6:5 | bis 3:2 | – |
| Bemerkungen | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |

**Tab. 16: Tiger** *(Panthera tigris)* **Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

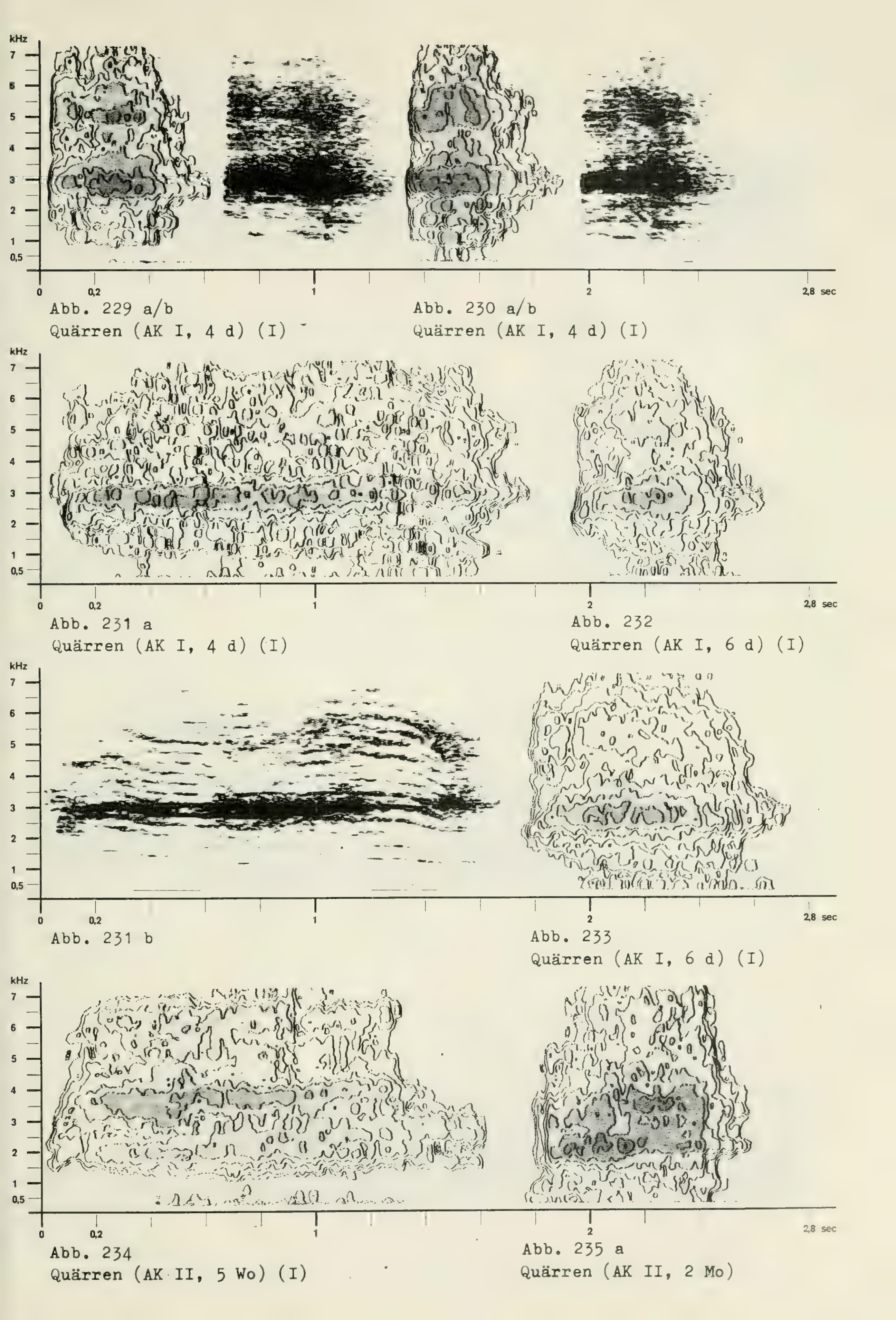



Abb. 229 a/b
Quärren (AK I, 4 d) (I)

Abb. 230 a/b
Quärren (AK I, 4 d) (I)

Abb. 231 a
Quärren (AK I, 4 d) (I)

Abb. 232
Quärren (AK I, 6 d) (I)

Abb. 231 b

Abb. 233
Quärren (AK I, 6 d) (I)

Abb. 234
Quärren (AK II, 5 Wo) (I)

Abb. 235 a
Quärren (AK II, 2 Mo)

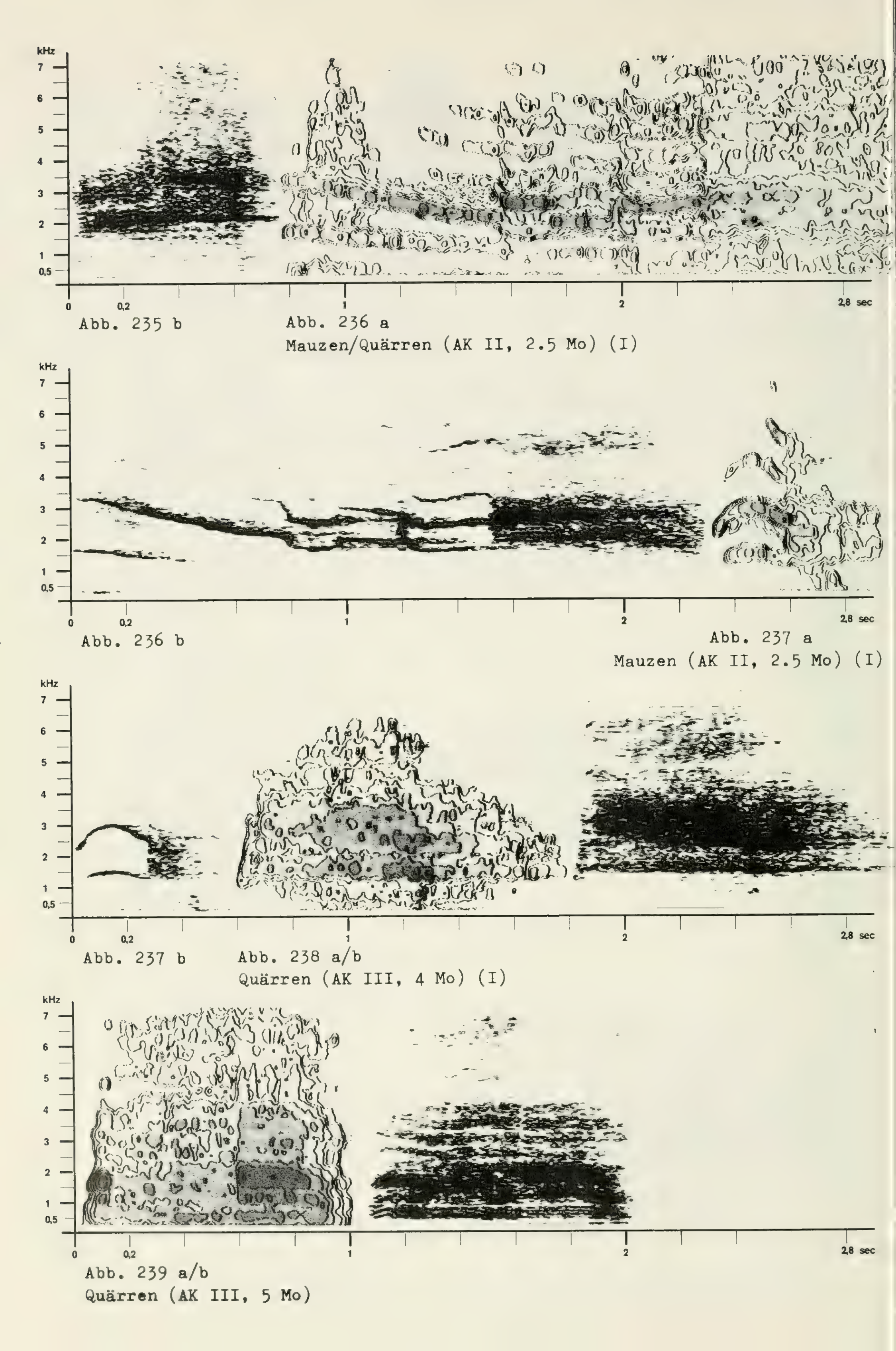



Abb. 235 b

Abb. 236 a
Mauzen/Quärren (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 236 b

Abb. 237 a
Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 237 b

Abb. 238 a/b
Quärren (AK III, 4 Mo) (I)

Abb. 239 a/b
Quärren (AK III, 5 Mo)

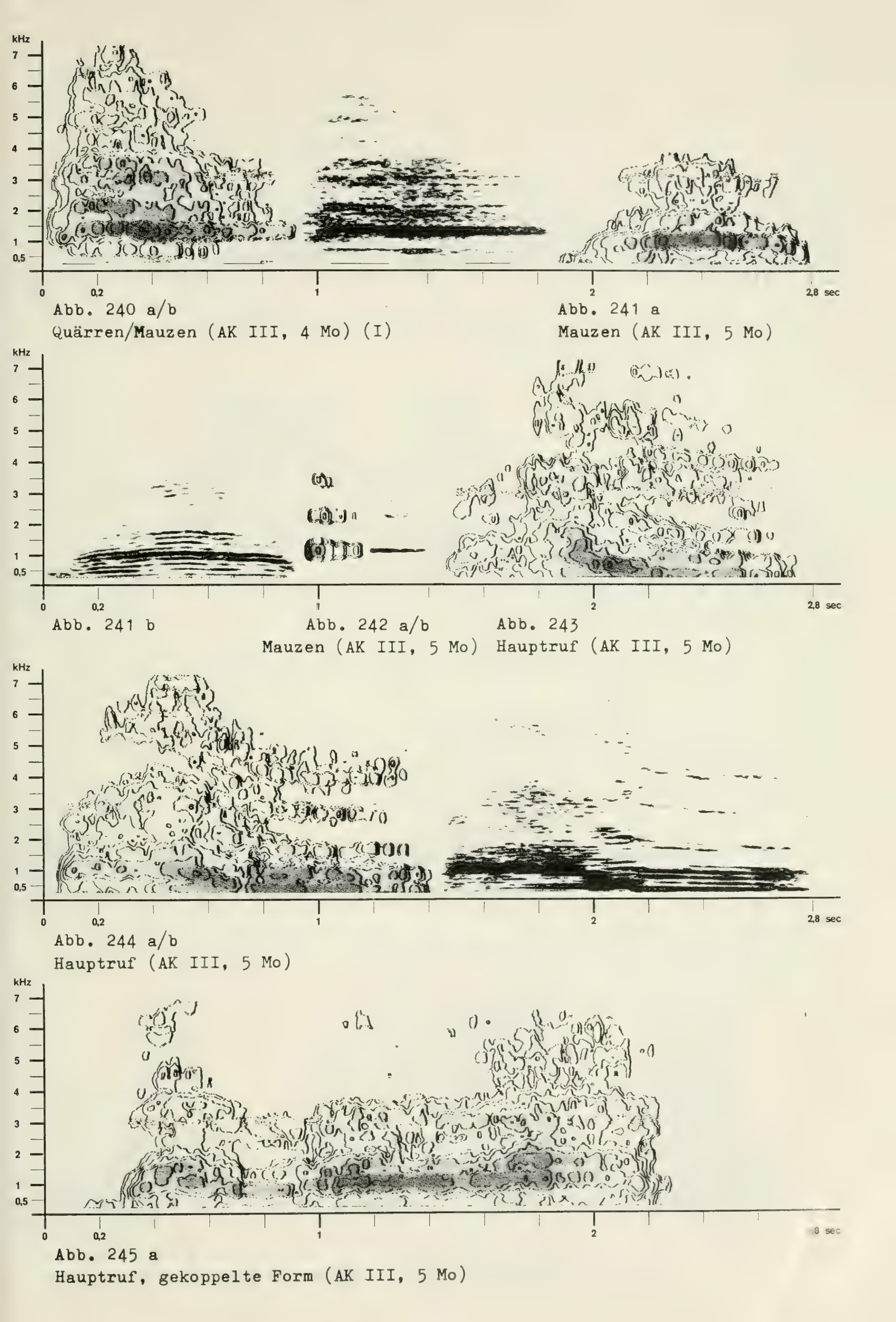



Abb. 240 a/b
Quärren/Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

Abb. 241 a
Mauzen (AK III, 5 Mo)

Abb. 241 b

Abb. 242 a/b
Mauzen (AK III, 5 Mo)

Abb. 243
Hauptruf (AK III, 5 Mo)

Abb. 244 a/b
Hauptruf (AK III, 5 Mo)

Abb. 245 a
Hauptruf, gekoppelte Form (AK III, 5 Mo)

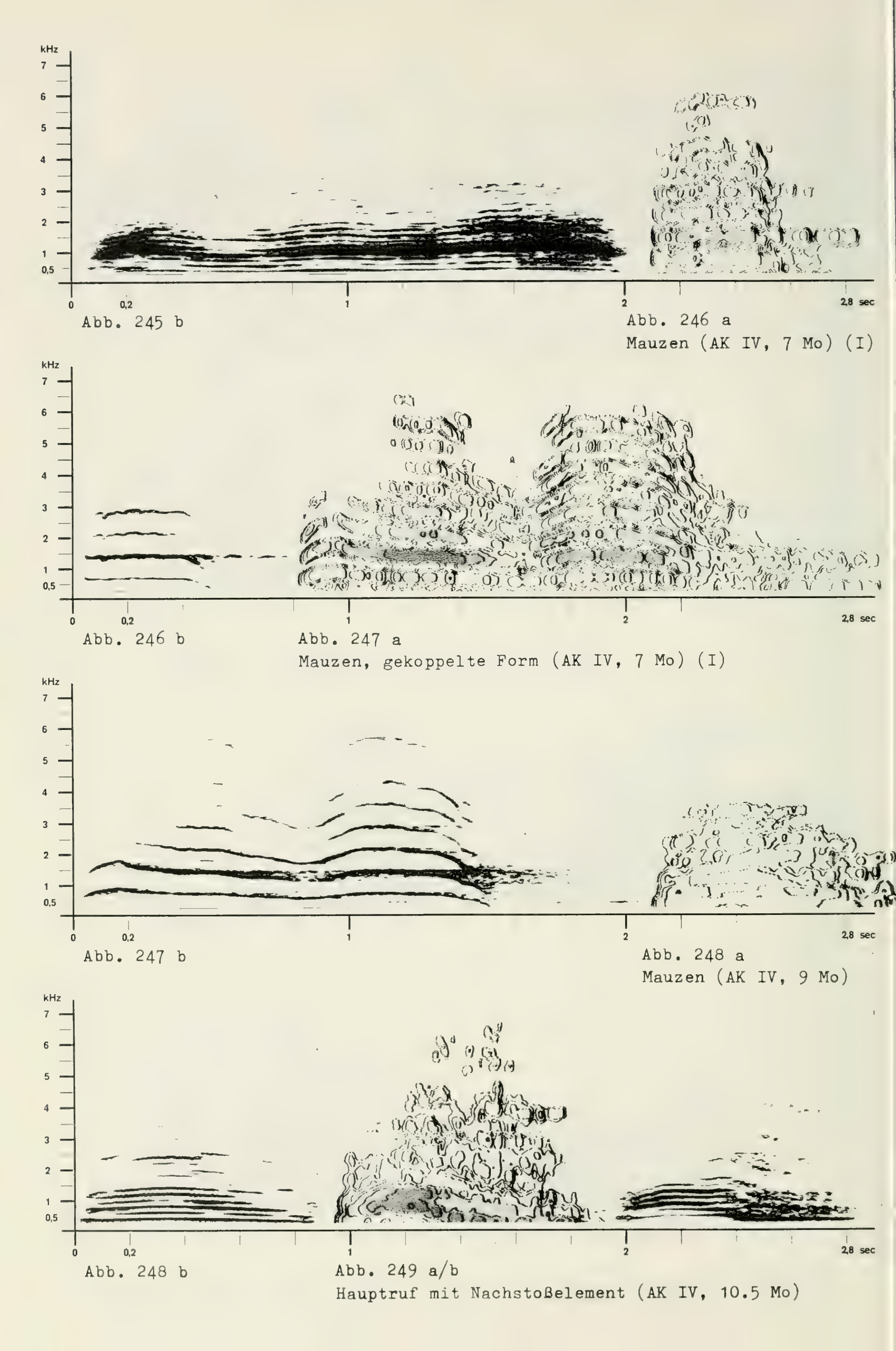



Abb. 245 b

Abb. 246 a
Mauzen (AK IV, 7 Mo) (I)

Abb. 246 b

Abb. 247 a
Mauzen, gekoppelte Form (AK IV, 7 Mo) (I)

Abb. 247 b

Abb. 248 a
Mauzen (AK IV, 9 Mo)

Abb. 248 b

Abb. 249 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK IV, 10.5 Mo)

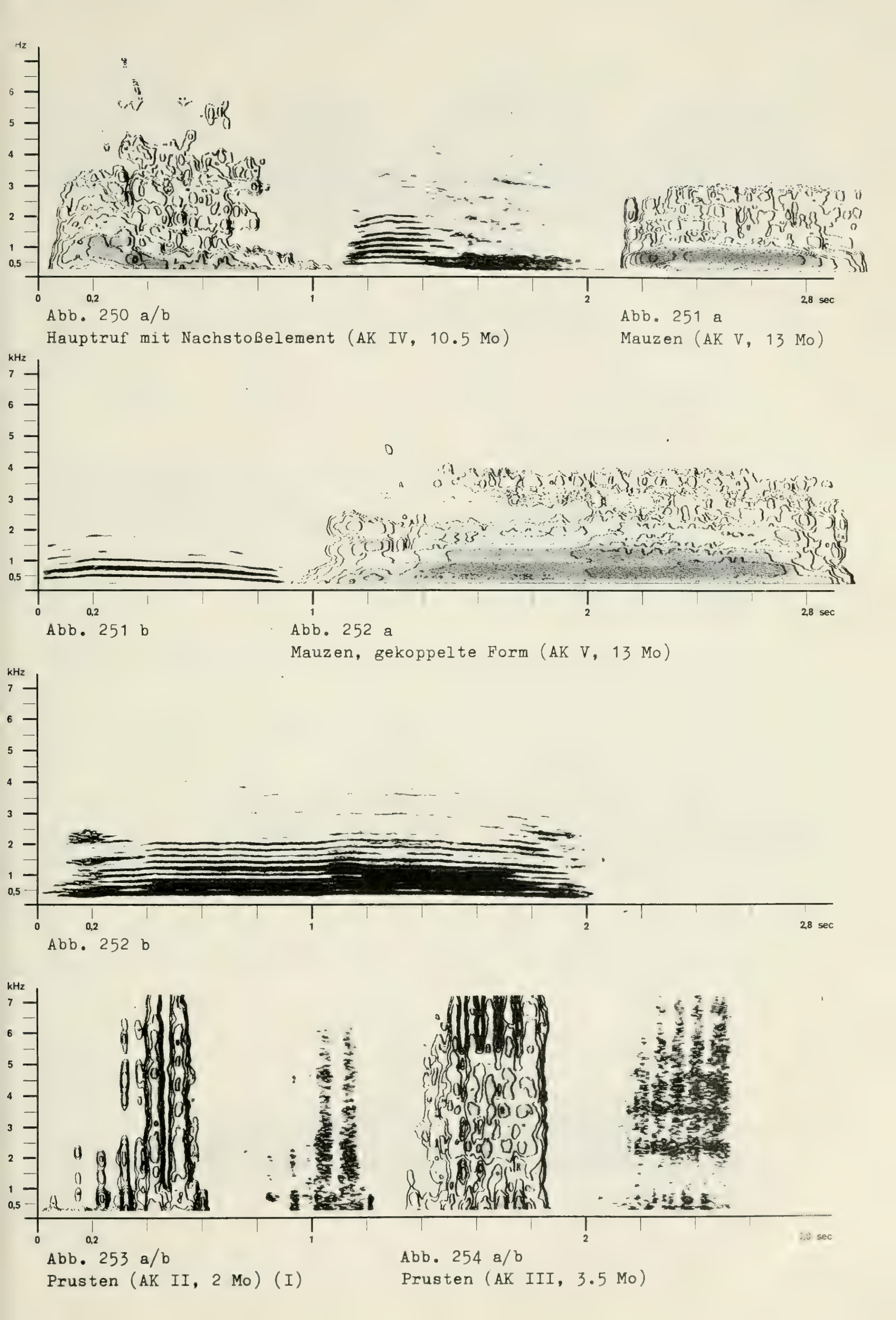


Abb. 250 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK IV, 10.5 Mo)

Abb. 251 a
Mauzen (AK V, 13 Mo)


Abb. 251 b

Abb. 252 a
Mauzen, gekoppelte Form (AK V, 13 Mo)


Abb. 252 b


Abb. 253 a/b
Prusten (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 254 a/b
Prusten (AK III, 3.5 Mo)

| | AK I | AK II | AK III | | AK V | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Q | Q | Q | M | M | Hm | sN |
| Lauterzeugung | k | k | k | k | k | k | k |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | (g–m) – h | (g–m) – h | (g–m) – h | g – m | g – m | (g–m) – h | g |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) | + rh im Nel | + rh |
| Lautdauer [sec] | 0.3–1 | 0.6–2.4 | 0.4–2.1 | 0.3–1.6 | 0.3–0.6 | 0.6–1.4 | 0.35 |
| Kopplung | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) | – | – |
| Reihung | ar | ar | ar | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | – | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) | + | – |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.3–>7 | 0.25–7 | 0.2–7 | 1–5 | 0.25–6 | 0.2–7 | 0.2–4 |
| Grundanteile [kHz] | 2–5 | 1–3 | 1.5–4 | 1–3.5 | 1–3.5 | <3 | <1.5 |
| Intens. max. [kHz] | 2.5–3.2 | 1.6–2.5 | 1.6–3.5 | 1.5–2.8 | 1.5 | 0.7–1 | 0.4 |
| Frequenzverteilung | sp/(kl) | sp | sp/(kl) | kl | kl | kl u. sp | sp |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | bis 4:3 | – | – | bis 4:3 | bis 6:5 | bis 2:1 ↓ 3:2 | – |
| Bemerkungen | – | – | – | – | – | – | geringes Material |

**Tab. 17: Jaguar** *(Panthera onca)* **Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

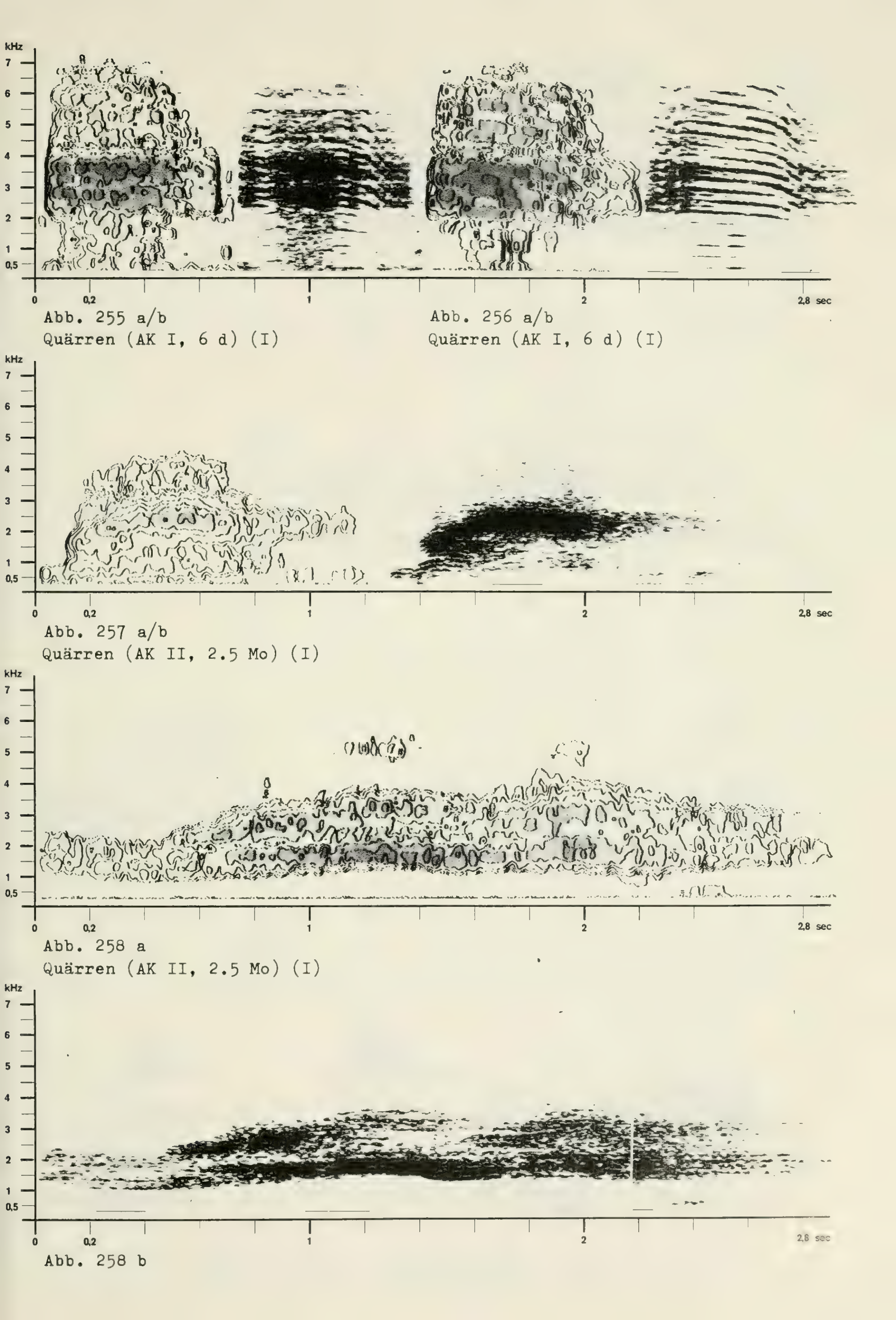



Abb. 255 a/b
Quärren (AK I, 6 d) (I)

Abb. 256 a/b
Quärren (AK I, 6 d) (I)

Abb. 257 a/b
Quärren (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 258 a
Quärren (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 258 b

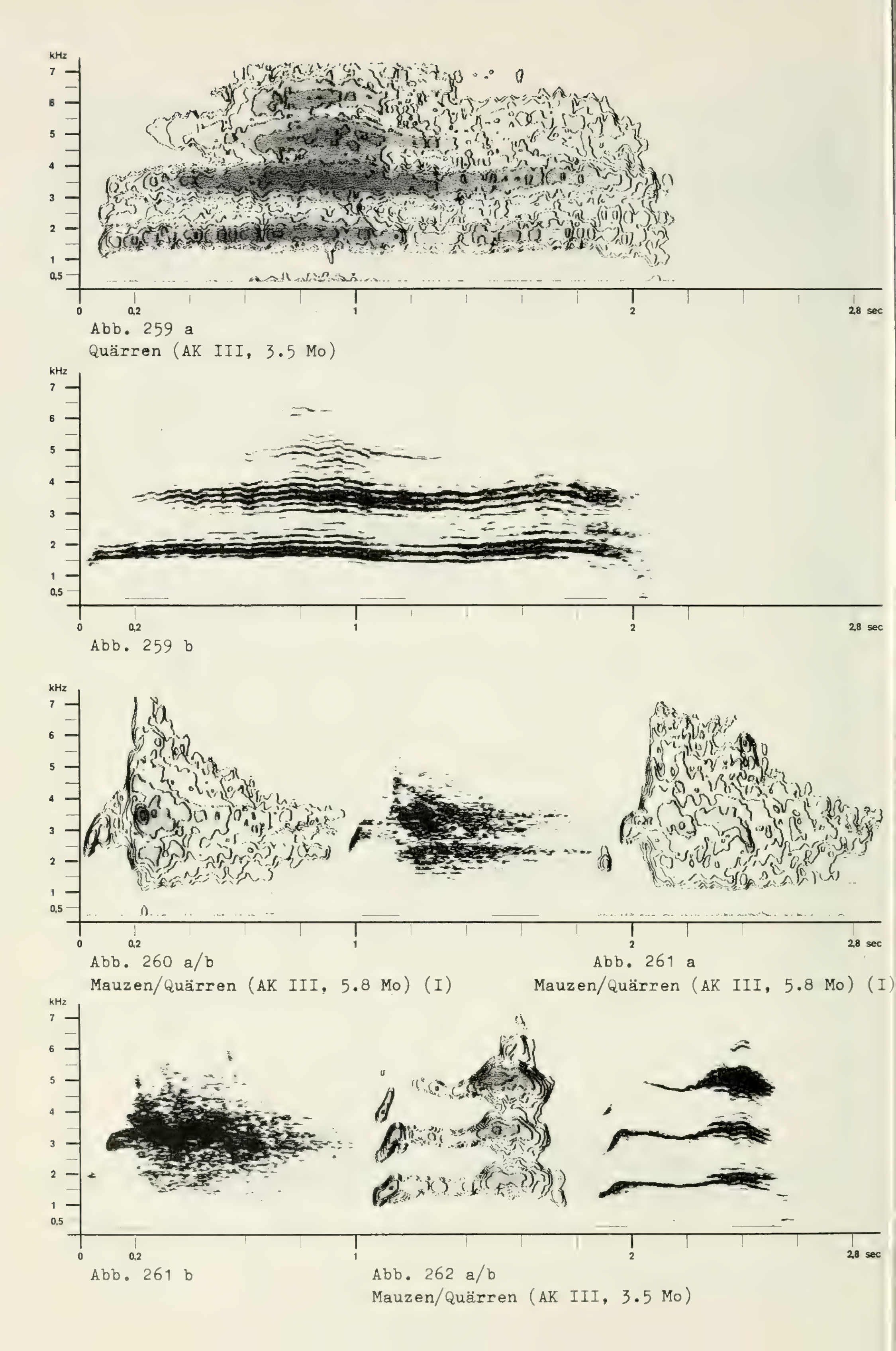



Abb. 259 a
Quärren (AK III, 3.5 Mo)

Abb. 259 b

Abb. 260 a/b
Mauzen/Quärren (AK III, 5.8 Mo) (I)

Abb. 261 a
Mauzen/Quärren (AK III, 5.8 Mo) (I)

Abb. 261 b

Abb. 262 a/b
Mauzen/Quärren (AK III, 3.5 Mo)

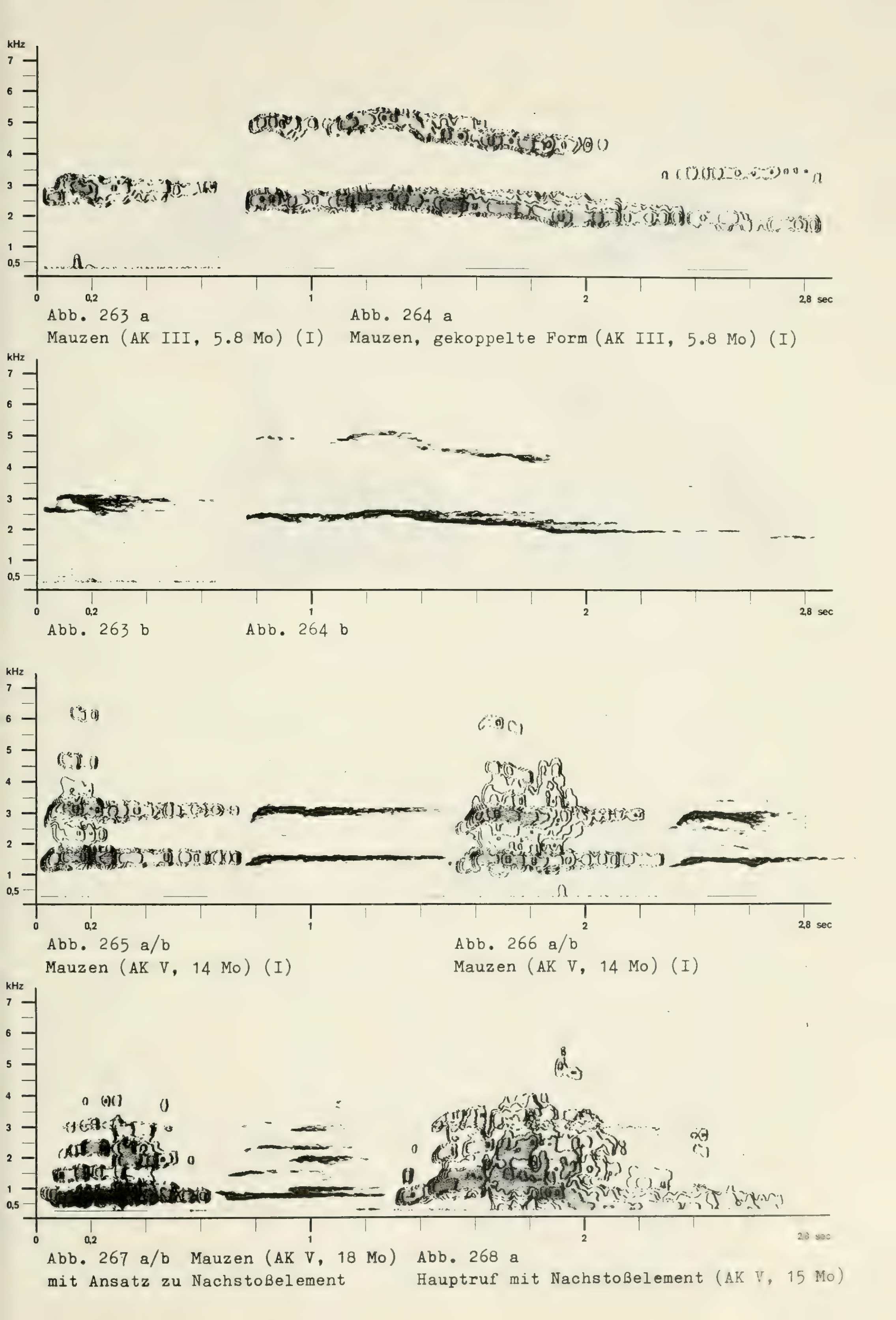



Abb. 263 a
Mauzen (AK III, 5.8 Mo) (I)

Abb. 264 a
Mauzen, gekoppelte Form (AK III, 5.8 Mo) (I)

Abb. 263 b

Abb. 264 b

Abb. 265 a/b
Mauzen (AK V, 14 Mo) (I)

Abb. 266 a/b
Mauzen (AK V, 14 Mo) (I)

Abb. 267 a/b Mauzen (AK V, 18 Mo)
mit Ansatz zu Nachstoßelement

Abb. 268 a
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK V, 15 Mo)

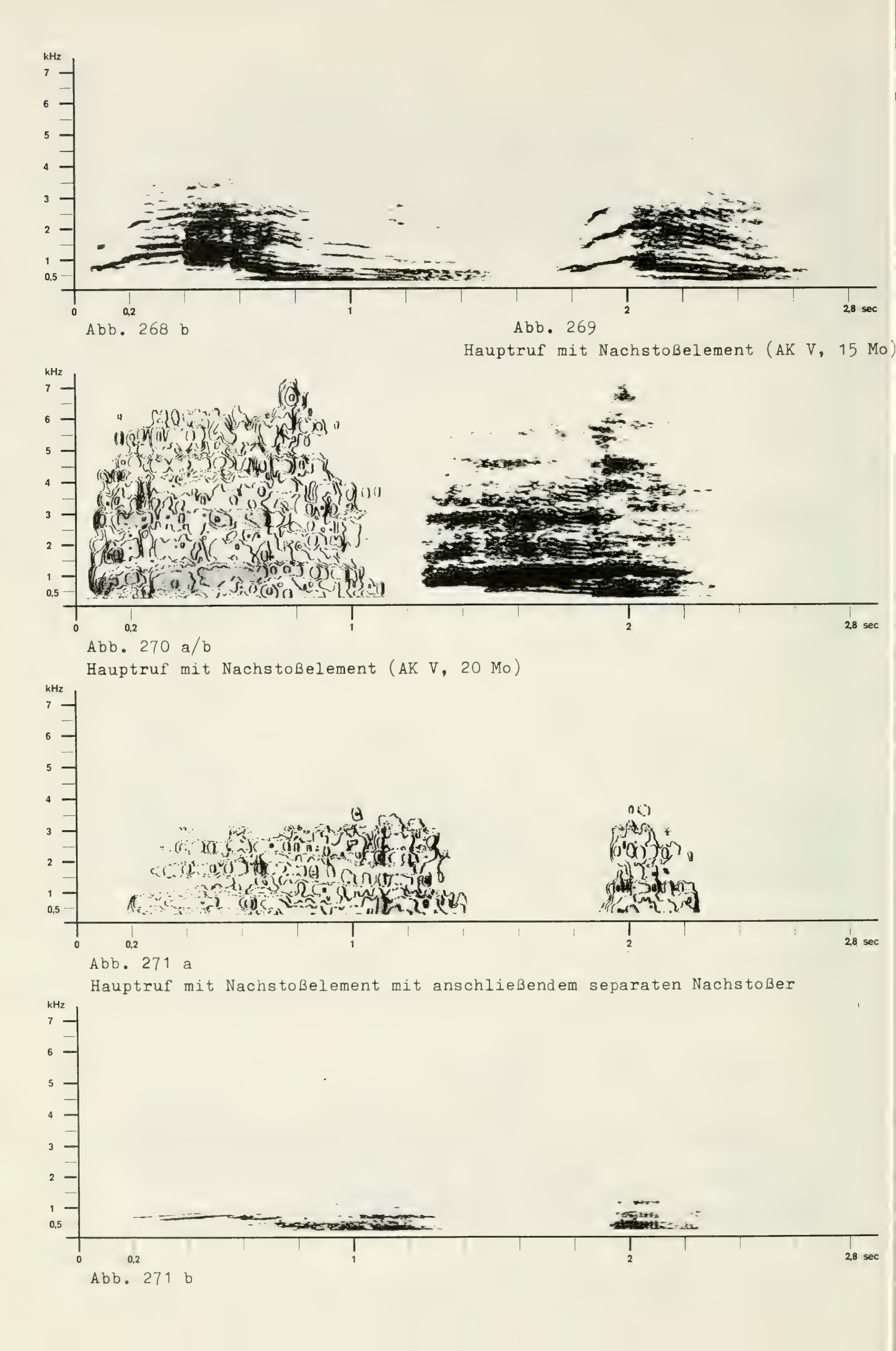



Abb. 268 b

Abb. 269
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK V, 15 Mo)

Abb. 270 a/b
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK V, 20 Mo)

Abb. 271 a
Hauptruf mit Nachstoßelement mit anschließendem separaten Nachstoßer

Abb. 271 b

| | AK I | AK II | | AK III | AK V |
|---|---|---|---|---|---|
| | Q | Q | M | M | M |
| Laut-erzeugung | k | k | k | k | k |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | (g–m) – h | (g–m) – h | g – m | g – m | g – m |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) |
| Lautdauer [sec] | 0.4–0.7 | 0.4–2.0 | 0.2–1.2 | 0.25–2.4 | 0.4–0.6 |
| Kopplung | + | + | + | + | (+) |
| Reihung | ar | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | – |
| Silbig-keit | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) |
| Frequenz-bereich [kHz] | 0.3–>7 | 0.25–7 | 0.25–>7 | 0.2–7 | 0.5–4.5 |
| Grundanteile [kHz] | 2–6 | 2–4 | 2–5 | 1–4 | <3 |
| Intens. max. [kHz] | 3–4 | 2–3 | 2.6–4.8 | 1.2–3.5 | 2.8 |
| Frequenz-verteilung | sp | sp | kl | kl/(sp) | kl |
| Tonhöhen-wechsel i. Formante | – | – | bis 3:1 | bis 2:1 | bis 2:1 |
| Bemerkungen | – | – | – | – | – |

**Tab. 18: Leopard** ***(Panthera pardus)*** **Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

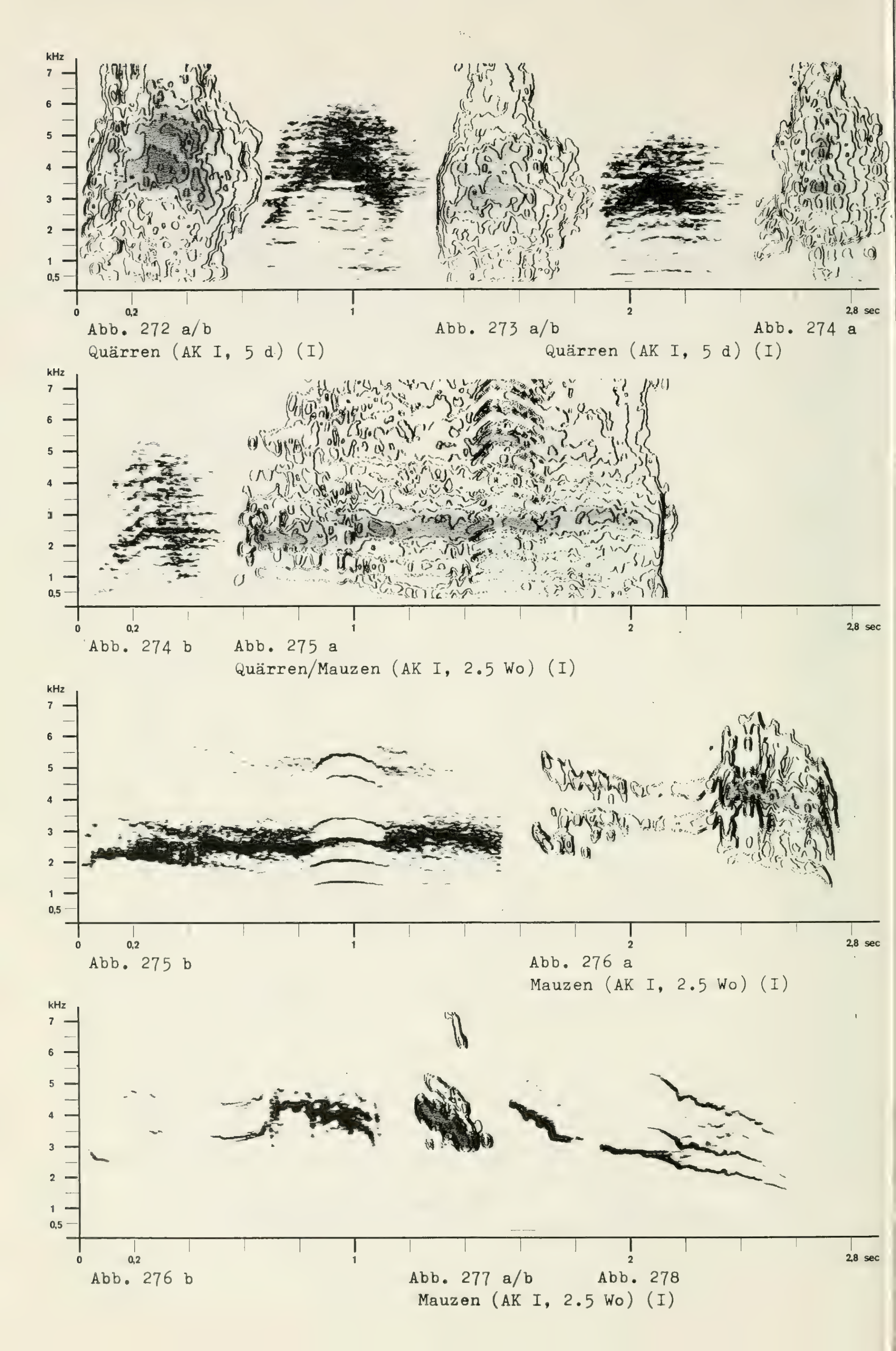


Abb. 272 a/b
Quärren (AK I, 5 d) (I)
Abb. 273 a/b
Abb. 274 a
Quärren (AK I, 5 d) (I)

Abb. 274 b
Abb. 275 a
Quärren/Mauzen (AK I, 2.5 Wo) (I)

Abb. 275 b
Abb. 276 a
Mauzen (AK I, 2.5 Wo) (I)

Abb. 276 b
Abb. 277 a/b
Abb. 278
Mauzen (AK I, 2.5 Wo) (I)

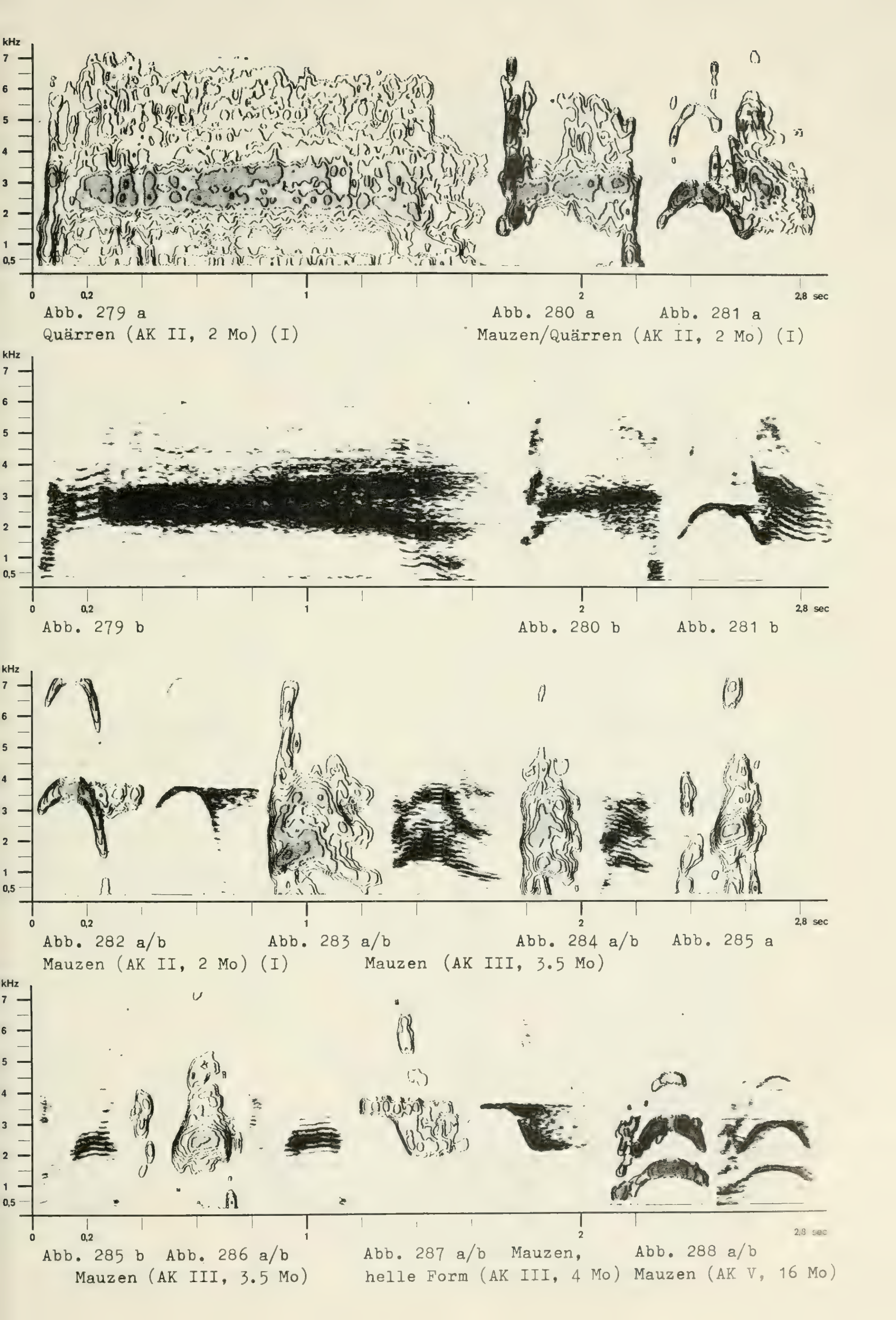



Abb. 279 a
Quärren (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 280 a Abb. 281 a
Mauzen/Quärren (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 279 b

Abb. 280 b Abb. 281 b

Abb. 282 a/b
Mauzen (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 283 a/b
Mauzen (AK III, 3.5 Mo)

Abb. 284 a/b Abb. 285 a

Abb. 285 b Abb. 286 a/b
Mauzen (AK III, 3.5 Mo)

Abb. 287 a/b Mauzen,
helle Form (AK III, 4 Mo)

Abb. 288 a/b
Mauzen (AK V, 16 Mo)

| | AK I | AK II | AK III | AK IV | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Q | M | M | M | Hm |
| Laut-erzeugung | k | k | k | k | k |
| Atmungsphase | ex | ex | ex | ex | ex |
| rel. Intens. | (g-m) – h | g – m – h | g – m – h | g – m | m – h |
| interner Intens. wechsel | (+) | (+) | (+) | (+) | + rh im Nel |
| Lautdauer [sec] | 0.4–2 | 0.2–1.2 | 0.3–3.0 | 0.5–1.2 | 1.3–2.4 |
| Kopplung | (+) | (+) | (+) | (+) | (+) |
| Reihung | ar | ar | ar | ar | ar |
| Pausendauer [sec] | – | – | – | – | – |
| Silbig-keit | (+) | (+) | (+) | (+) | + |
| Frequenzbereich [kHz] | 0.25–7 | 0.25–7 | 0.2–7 | 0.2–6 | 0.2–6 |
| Grundanteile [kHz] | 1.5–5 | 1.5–5 | 0.4–5 ↓ 0.2–3 | <2 | <1.5 |
| Intens. max. [kHz] | 2.8 | 2–3 ↓ 1–2 | 0.9 ↓ 0.5–0.8 | 0.35–0.7 | 0.25–0.45 |
| Frequenz-verteilung | sp | sp/(kl) | sp/kl | sp/kl | kl u. sp |
| Tonhöhen-wechsel i. Formante | – | gering | gering | gering | gering |
| Bemerkungen | – | – | – | – | – |

**Tab. 19: Löwe** *(Panthera leo)* **Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

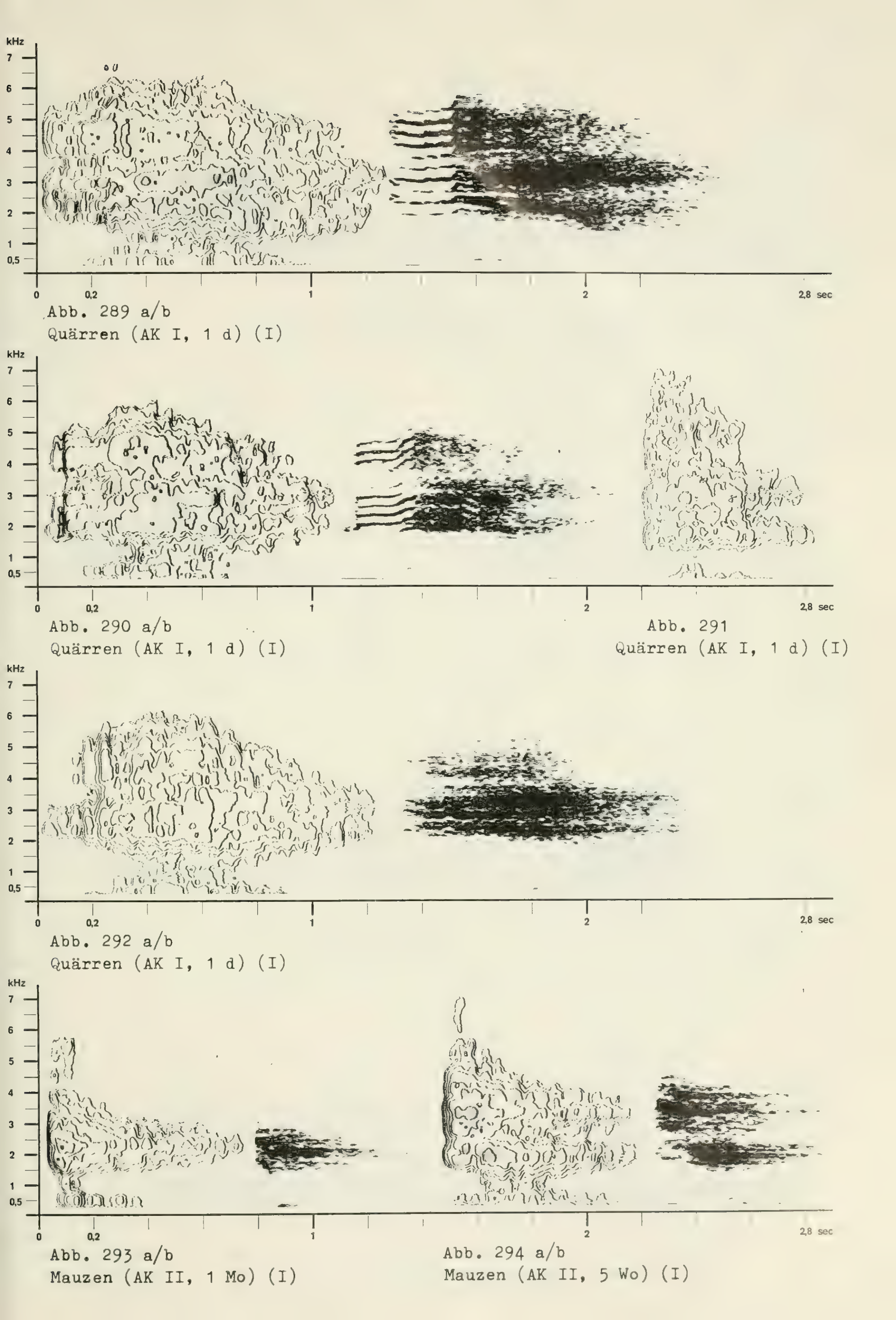



Abb. 289 a/b
Quärren (AK I, 1 d) (I)

Abb. 290 a/b
Quärren (AK I, 1 d) (I)

Abb. 291
Quärren (AK I, 1 d) (I)

Abb. 292 a/b
Quärren (AK I, 1 d) (I)

Abb. 293 a/b
Mauzen (AK II, 1 Mo) (I)

Abb. 294 a/b
Mauzen (AK II, 5 Wo) (I)

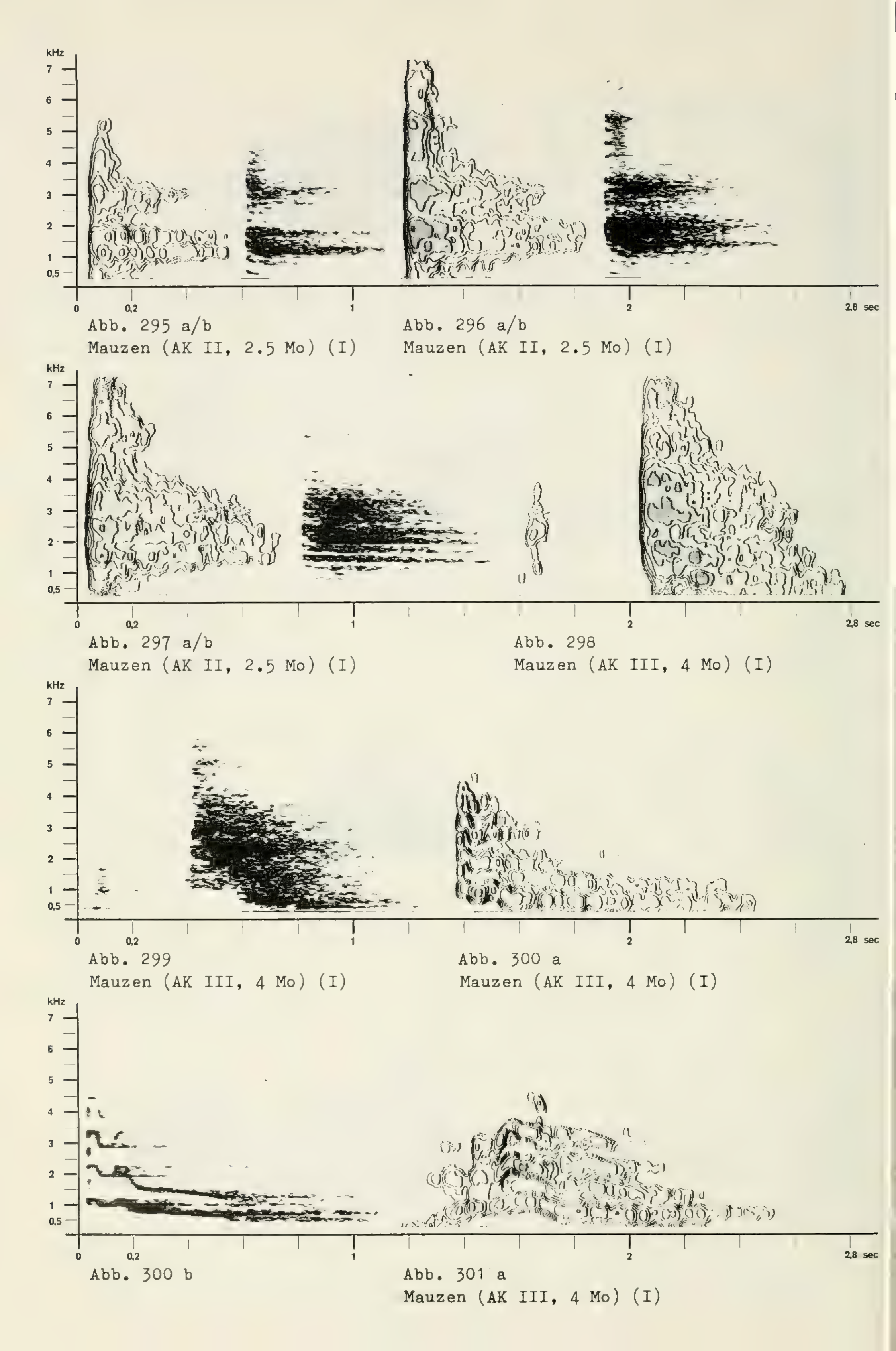



Abb. 295 a/b
Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 296 a/b
Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 297 a/b
Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 298
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

Abb. 299
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

Abb. 300 a
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

Abb. 300 b

Abb. 301 a
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

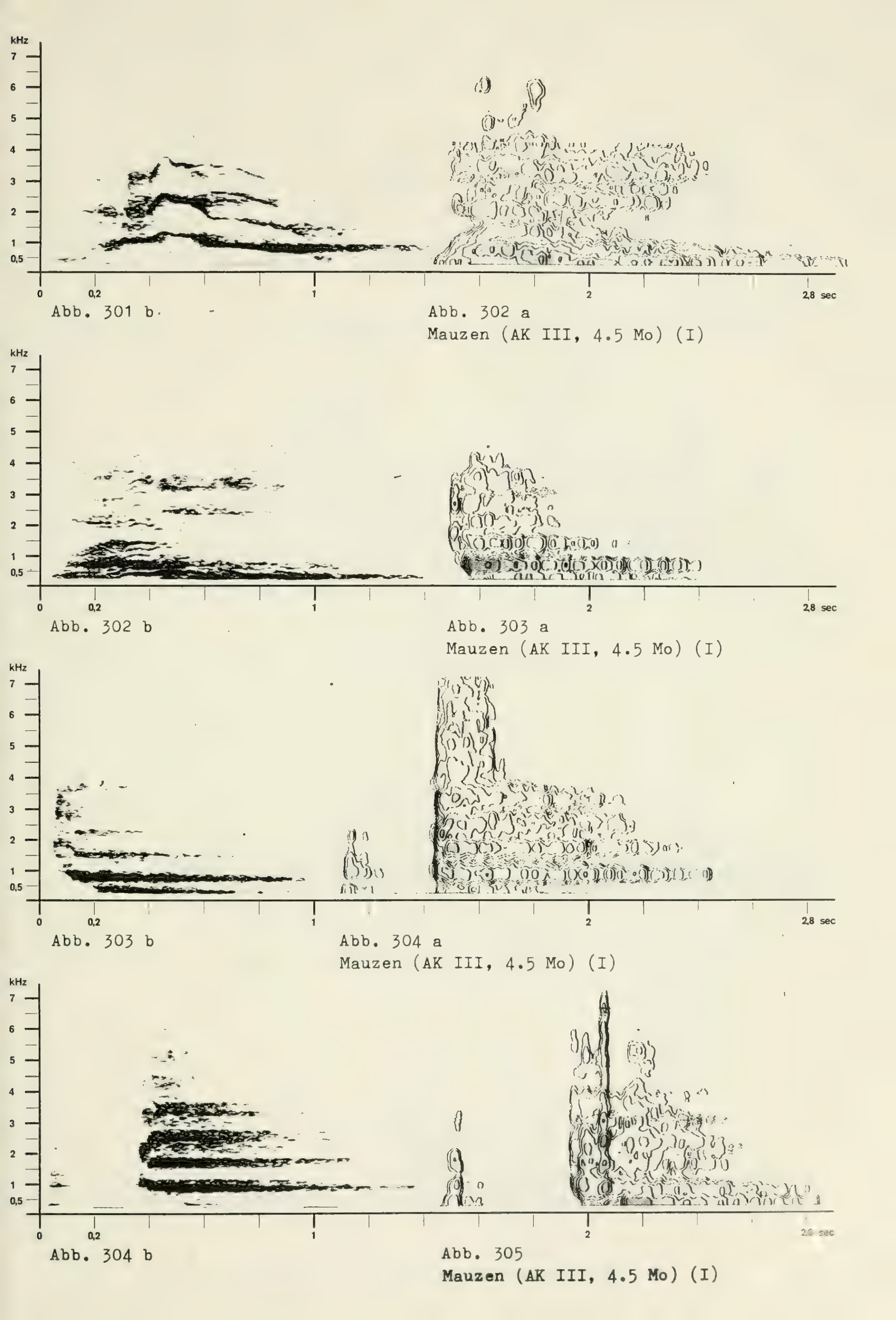



Abb. 301 b

Abb. 302 a
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

Abb. 302 b

Abb. 303 a
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

Abb. 303 b

Abb. 304 a
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

Abb. 304 b

Abb. 305
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

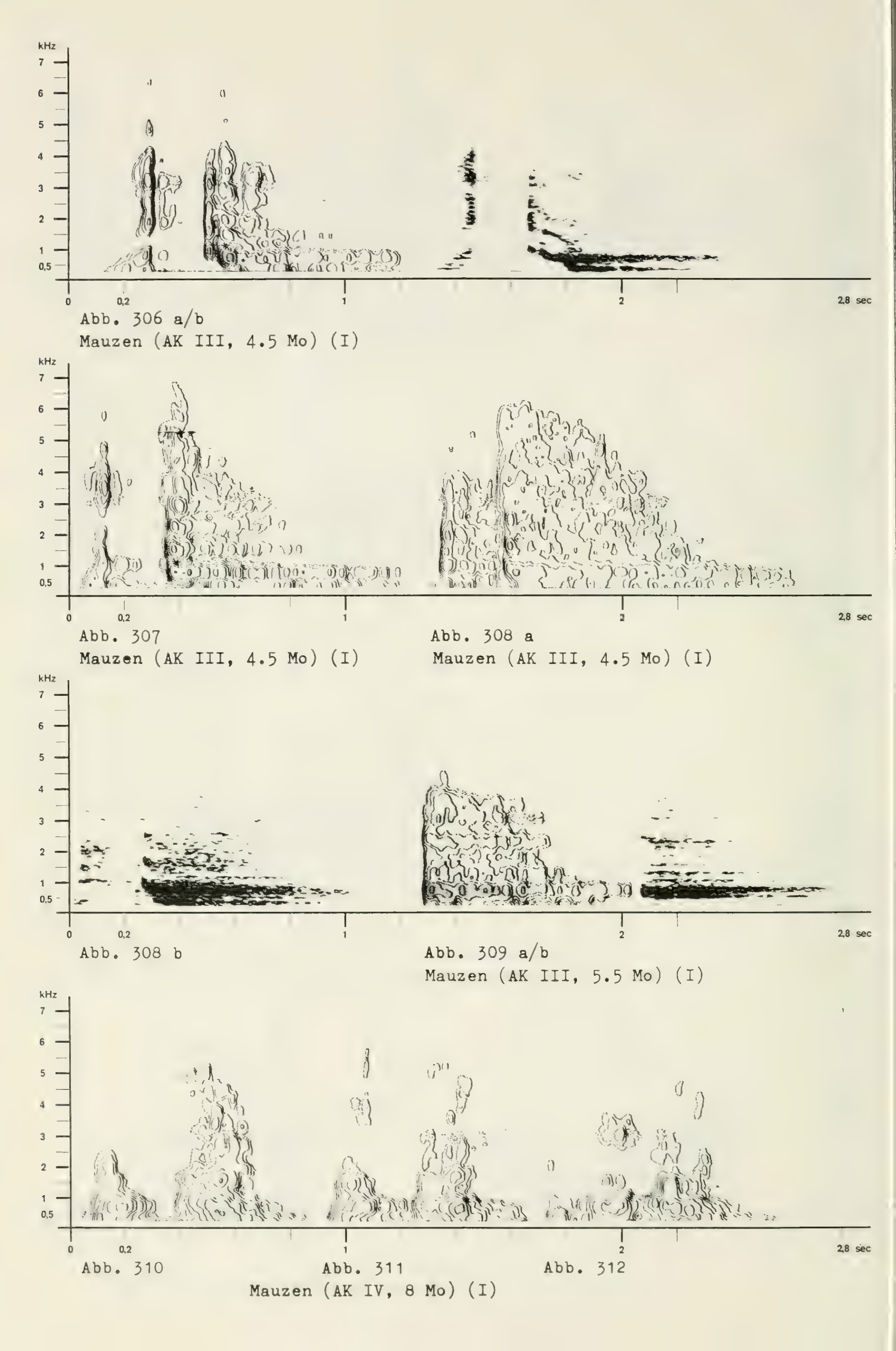



Abb. 306 a/b
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

Abb. 307
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

Abb. 308 a
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

Abb. 308 b

Abb. 309 a/b
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

Abb. 310

Abb. 311

Abb. 312

Mauzen (AK IV, 8 Mo) (I)

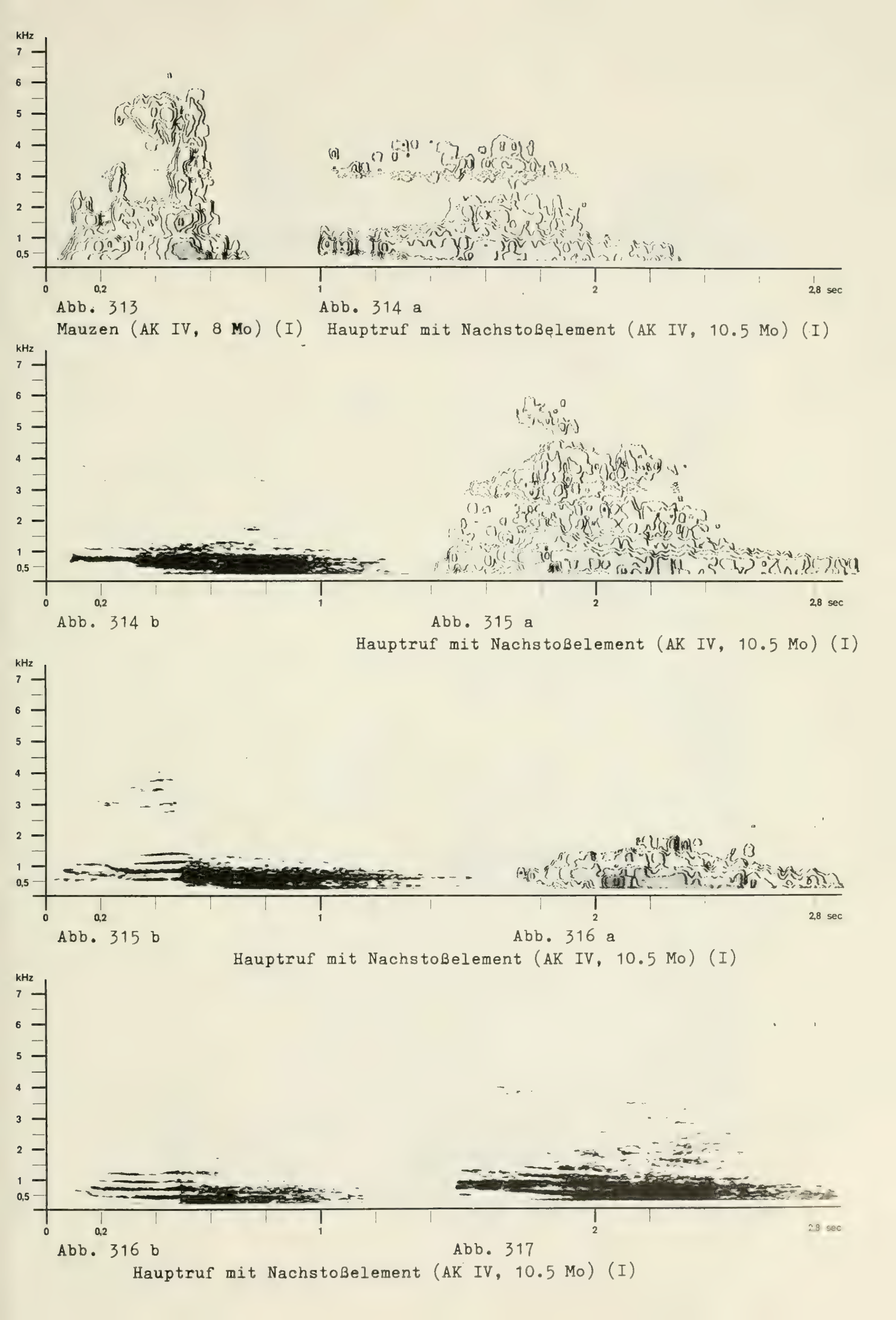



Abb. 313
Mauzen (AK IV, 8 Mo) (I)

Abb. 314 a
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

Abb. 314 b

Abb. 315 a
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

Abb. 315 b

Abb. 316 a
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

Abb. 316 b

Abb. 317
Hauptruf mit Nachstoßelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

| | AK IV | |
|---|---|---|
| | M | H |
| Laut-<br>erzeugung | k | k |
| Atmungs-<br>phase | ex | ex |
| rel.<br>Intens. | g – m | m – h |
| interner<br>Intens.<br>wechsel | (+) | (+) |
| Lautdauer<br>[sec] | 0.3–1 | 0.7–1.3 |
| Kopplung | ? | ? |
| Reihung | ar | ar |
| Pausendauer<br>[sec] | – | – |
| Silbigkeit | (+) | (+) |
| Frequenz-<br>bereich<br>[kHz] | 0.2–>7 | 0.2–7 |
| Grundanteile<br>[kHz] | 0.5–6 | 0.2–4 |
| Intens. max.<br>[kHz] | 0.7–1.6 | 0.7–1.5 |
| Frequenz-<br>verteilung | sp/(kl) | kl/sp |
| Tonhöhen<br>wechsel i.<br>Formante | gering | gering |
| Bemerkungen | – | – |

**Tab. 20: Leopon Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese**

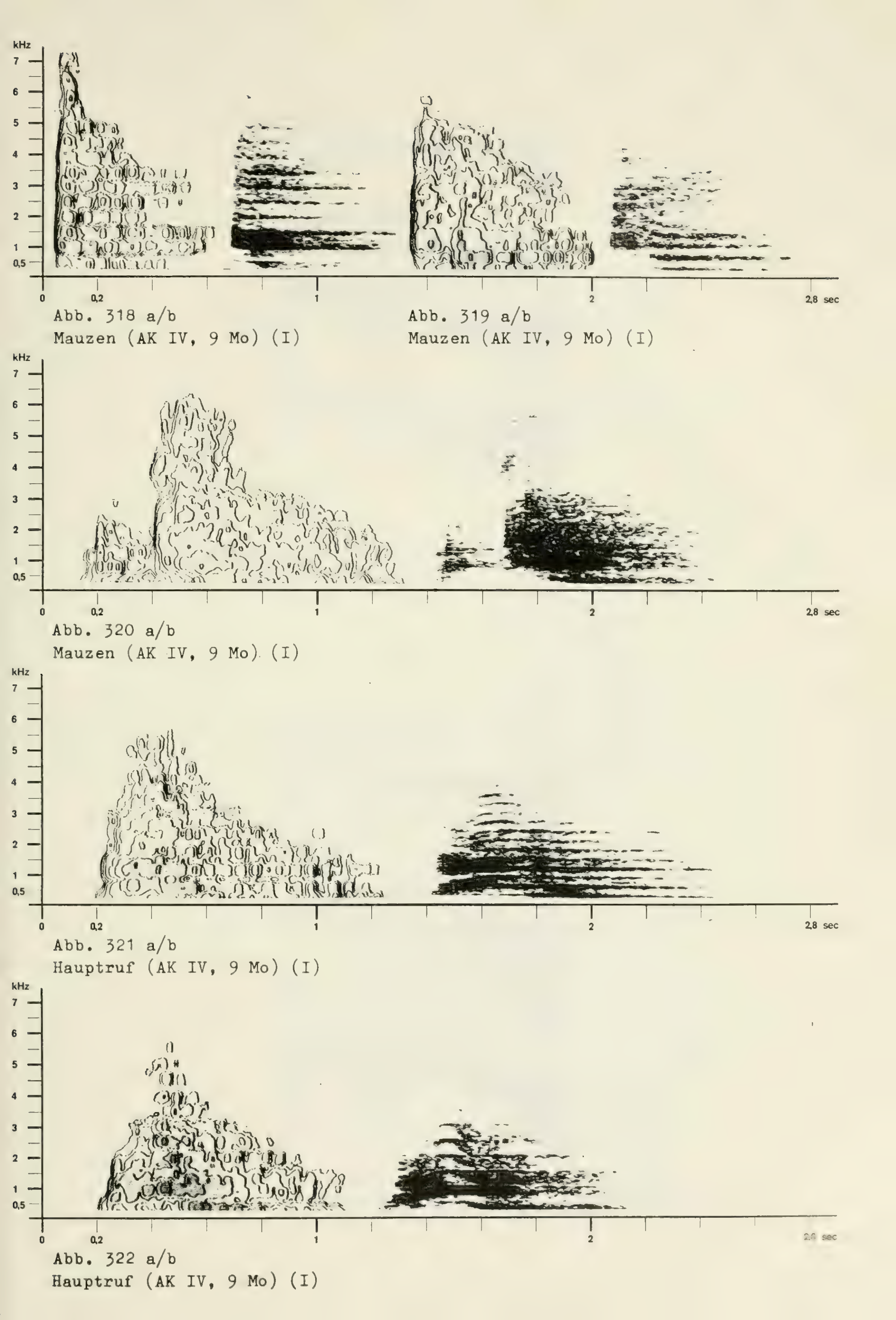


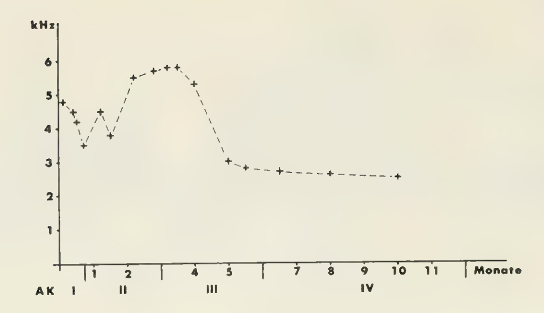

Abb. 318 a/b
Mauzen (AK IV, 9 Mo) (I)

Abb. 319 a/b
Mauzen (AK IV, 9 Mo) (I)

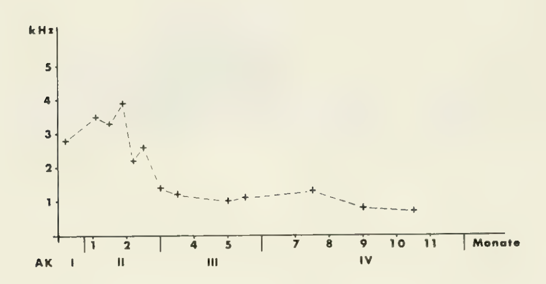
Abb. 320 a/b
Mauzen (AK IV, 9 Mo) (I)

Abb. 321 a/b
Hauptruf (AK IV, 9 Mo) (I)

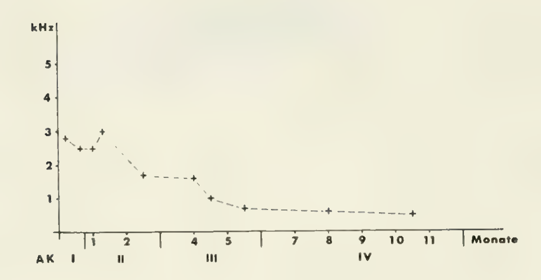
Abb. 322 a/b
Hauptruf (AK IV, 9 Mo) (I)




a) Puma concolor




b) Panthera tigris




c) Panthera leo

Abb. 323
Lage der Frequenzanteile des Rufaufbaus mit der relativ größten Amplitude im Verlauf des ersten Lebensjahres

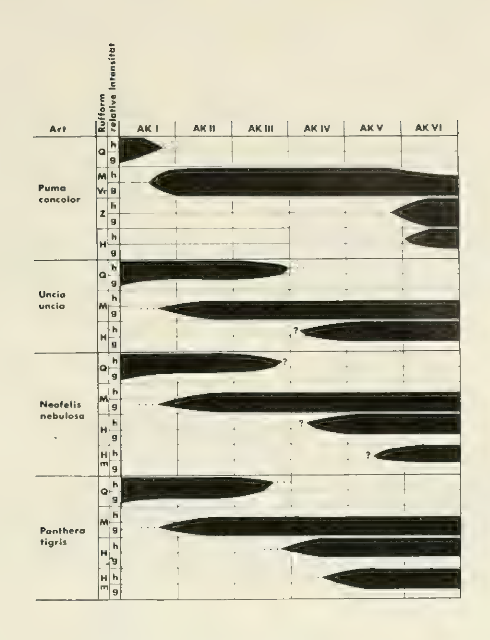



Abb. 324 a
Ausbildung und relative Intensität der Rufformen
im Verlauf der Stimmentwicklung

Art
Rufform
relative Intensität
AK I
AK II
AK III
AK IV
AK V
AK VI
Panthera onca
Panthera pardus
Panthera leo

Abb. 324 b



**SPIXIANA – ZEITSCHRIFT für ZOOLOGIE**

erscheint im Selbstverlag der
Zoologischen Staatssammlung München

Ein Jahresabonnement kostet 100,– DM oder 50 US-$. Supplementbände werden gesondert nach Umfang berechnet. Mitglieder der „Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" können die Zeitschrift zum ermäßigten Preis von 40,– DM beziehen.

**SPIXIANA – Journal of Zoology**

is edited by
The State Zoological Collections München

Annual subscription rate is 50 US-$ or any internationally convertible currency in the value of 100,– DM. Supplements are charged at special rates depending on the number of printed pages. Members of the "Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" may order the journal at the reduced rate of 40,– DM.

Bestellungen sind zu richten an die
Orders should be addressed to the library of the

Zoologische Staatssammlung München
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**Hinweise für Autoren**

Die Manuskripte sollen in zweifacher Ausfertigung eingereicht werden. Sie sollen einseitig und weitzeilig mit mindestens vier cm breitem Rand geschrieben sein. Sie müssen den allgemeinen Bedingungen für die Abfassung wissenschaftlicher Manuskripte entsprechen. Für die Form der Manuskripte ist die jeweils letzte Ausgabe der SPIXIANA maßgebend und genau zu beachten. Eine englische Zusammenfassung ist der Arbeit voranzustellen. Tabellen sind, wie auch die Abbildungsvorlagen, gesondert beizufügen. Der Gesamtumfang eines Beitrages sollte nicht mehr als 2 Druckbogen (32 Druckseiten), Kurzbeiträge weniger als 3 Druckseiten umfassen.

Die Herausgabe dieser Zeitschrift erfolgt ohne gewerblichen Gewinn. Mitarbeiter und Herausgeber erhalten kein Honorar. Die Autoren bekommen 50 Sonderdrucke gratis, weitere können gegen Berechnung bestellt werden.

**Notice to Contributors:**

The manuscript should be presented in two complete copies. It must be typed on one side of the paper only and double spaced with a margin of at least four centimeters. It should correspond to the universal composition of scientific manuscripts. The form should observe the SPIXIANA standard outlay set up in the previous issue. An English abstract should precede the paper. Tables, graphs and illustrations must be enclosed separately. The total text of a contribution should not exceed two galley proofs (32 printed pages). Short contributions consist of less than three printed pages.

The publication of this journal ensues without material profit. Co-workers and publishers receive no payment. The authors get 50 reprints free of charge and more may be ordered on payment.






# SPIXIANA

## Zeitschrift für Zoologie

# Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae) in Mitteleuropa

Von Hermann Ellenberg

| SPIXIANA | Supplement 2 | München, 15. Dezember 1978 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften mit insgesamt 320 Seiten. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis in Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues collectively containing 320 pages will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.



Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**SPIXIANA – Journal of Zoology**

published by

**The State Zoological Collections München**





Abb. 1: Jährling im Rehgatter Stammham Mitte Juli 1976. Er prüft die frischen Duftmarken eines ihm gut bekannten Territorialen Bockes an einer regelmäßig benutzten Markierfichte an dessen Territoriengrenze. Der Jährling scheint nicht ängstlich und nur wenig erregt zu sein, was sich an seinem locker herabhängenden Skrotum und dem nur andeutungsweise gesträubten Haar erkennen läßt.

Aus dem Institut für Landschaftsökologie
der TU-München (Freising-Weihenstephan)
Leiter: Prof. Dr. W. Haber

# Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae) in Mitteleuropa

Von **Hermann Ellenberg**

| SPIXIANA | Supplement 2 | München, 15. Dezember 1978 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|

Gedruckt im Auftrag des Bayerischen Staatsministeriums
für Landesentwicklung und Umweltfragen



Adresse des Autors: Dr. Hermann Ellenberg,
Fachbereich 6.4, Universität des Saarlandes, D-6600 Saarbrücken

# Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae) in Mitteleuropa

Von **Hermann Ellenberg**


**Abstract**

On the Population Ecology of Roe Deer (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Central Europe

Research in the population ecology of roe deer was carried out over a period of 6 years in Bavaria, Federal Republic of Germany. The various results represented here were obtained from experiments with individually recognizable animals in the range and in enclosures and led to new concepts about the self-regulation of roe deer populations in relation to habitat capacity in the cultivated landscapes of Central Europe, especially in forested areas. — Emigration of individuals as a means of self-regulation (conf. Strandgaard 1972) has little effect when habitats are already used to full capacity over a large area. Mortality caused directly by starvation plainly occurs only in extremely severe winters. On the other hand the times of birth and heat in spring and midsummer are of substantial importance for self-regulation. The nutritional state of the future mother at the time of heat influences her rate of ovulation; under poor conditions it can be reduced to less than 50 %. This in turn is almost directly transmitted to the rates of gestation and birth. In addition the variation of the sex ratio of new-born kids is of considerable importance. Well-nourished does conceive more female offspring up to a sex ratio of 3:1, by badly-nourished females the ratio of the then fewer kids may be 1:3. The mortality rate of young kids in spring may also vary to a large degree according to the physical condition of the mother during the last few weeks of pregnancy and the first two after birth. The young kids of well-nourished mothers in favorable ranges almost all survive, whereas most of the offspring of poorly-nourished does, which are forced to deliver in unfavorable places due to population density and complicated social and homerange behaviour, die off. Under these conditions the mortality of female kids is especially high. From early spring until late summer the territorial buck establishes a breeding range as free of competition as possible, in which a doe, normally served by him the previous year, raises his kids. — The average body size of defined social classes is distinctly correlated to a number of factors of population dynamics. This is well suited as a first and easily obtainable hint for the degree of exploitation of habitat capacity by deer populations in a large area.


## Inhaltsverzeichnis

## A. Vorwort

Einführung

Ökosysteme werden als räumliche und zeitliche Wirkungsgefüge zwischen biotischen und abiotischen Faktoren definiert, die die Fähigkeit zur Selbstregulation besitzen. Eingriffe durch den Menschen beantworten solche Systeme durch eine Veränderung ihrer Parameter. Nach einer ausreichend langen Anpassungszeit kann sich ein neues dynamisches Gleichgewicht einstellen, solange sich Qualität und Intensität der Eingriffe nicht wesentlich ändern.

Seit Jahrhunderten gibt es in Mitteleuropa kaum noch natürliche Ökosysteme. Sie wurden alle mehr oder weniger stark vom Menschen beeinflußt, durch Rodung der Wälder, Ackerbau, Viehweide, Überbauung, usw. Dadurch wurden die Lebensbedingungen der meisten Pflanzen- und Tierarten entscheidend verändert. Viele dieser Arten sind in naturnahe Rückzugsgebiete verdrängt worden. Manche sind ganz ausgestorben. Andere Arten wurden durch das Wirken des Menschen in der Land-

schaft gefördert. Zu letzteren gehört in Mitteleuropa seit etwa 120 Jahren zweifellos das Reh (MÜLLER-USING 1958).

Es besiedelt heute in Westdeutschland von den Dünen- und Marschinseln der Nordsee bis über die Waldgrenze im Hochgebirge nahezu alle terrestrischen Lebensräume, wenn auch in unterschiedlicher Flächendichte, und fehlt nur im unmittelbaren Siedlungsbereich des Menschen.

Viele Einflüsse spielten bei dieser Entwicklung eine Rolle. Wesentlich war zumindest anfangs die direkte Förderung oder doch zumindest Duldung durch den Menschen, abgesichert durch ein neues Jagdrecht nach 1848 (LINDNER 1977, PLOCHMANN 1977). Wesentlich war und ist aber auch die Veränderung der Kulturlandschaft. Die Einführung einer geregelten Forstwirtschaft und einer intensiven Landwirtschaft mit künstlicher Düngung kam den Ansprüchen des Rehwilds an Nahrung und Dekkung entgegen. Die Intensivierung der Viehhaltung verminderte die direkte Nahrungskonkurrenz durch frei weidende Haustiere. Der Anbau von Futterpflanzen erhöhte auch das Angebot für die wildlebenden Wiederkäuer. Großraubtiere waren ausgerottet, streunende Hunde wurden bekämpft. So konnten sich sogar Feldrehbestände in deckungslosen Ackerlandschaften entwickeln.

Der Bejagung waren andererseits durch Konventionen und Gesetze Beschränkungen auferlegt, die effektiv regulierende Eingriffe in die Bestände nur schwer ermöglichten (PLOCHMANN 1977). Zunächst waren diese auch nicht erwünscht, denn die Wildbestände mußten aus geringen Resten ja erst „aufgebaut" werden. Ungeregelte Jagd und Wilderei konnte diese Aufwärtsentwicklung in den Nachkriegsjahren nur für kurze Zeit unterbrechen. Dennoch wuchsen die Bestände nicht ins Unendliche. — Darin drückt sich die Kraft zur Selbstregulation auch in den vom Menschen veränderten Ökosystemen der Kulturlandschaft aus.

Die zahlenmäßige Erfassung von Rehbeständen macht allerdings Schwierigkeiten. Gleichwohl ist sie seit Jahrzehnten die Grundlage jagdlicher Planungen. Realistische Bestandsschätzungen sind zwar möglich, erfordern aber großen Aufwand (STRANDGAARD 1966, 1972; ELLENBERG 1974 a, d, 1975, 1977 b und in Vorbereitung). Deshalb sind sie von Dritten kaum kontrollierbar. — Die Entwicklung der Jagdstrecken seit den fünfziger Jahren (z. B. ELLENBERG 1974 b, SCHRÖDER 1977) und viele weitere Hinweise, die sich aus früheren und der vorliegenden Arbeit des Verfassers ergeben, sprechen jedoch dafür, daß Rehe seit Jahren unsere Landschaft vielerorts bis an die Grenzen der Biotopkapazität auslasten. In einer von Rehen dicht besiedelten Kulturlandschaft geschieht die Selbstregulation der Populationen jedoch auf einem Niveau, das aus forstwirtschaftlichen und ökologischen Gründen mancherorts zu Bedenken Anlaß gibt. (BURSCHEL 1975, 1977; DEUTSCHER RAT FÜR LANDESPFLEGE 1977). Gleichzeitig sind die Rehbestände in einem jagdlich und populationsdynamisch unbefriedigenden Zustand.

Es ist deshalb das Ziel dieser Arbeit, die Zusammenhänge durchschaubar zu machen, die zu einer bestimmten Dichte und Struktur (SCHWERDTFEGER 1968) von Rehpopulationen führen. Umgekehrt lassen sich dann aus einer bekannten Populationsstruktur Rückschlüsse ziehen auf die ökologischen Bedingungen, unter denen die jeweilige Population lebt oder zu kümmern gezwungen ist. Auf diese Weise sollen auch Grundlagen geschaffen werden für eine kontrollierbare Nutzung von Rehbeständen dort, wo sie für nötig erachtet wird. — Weitere Forschungen sind jedoch erforderlich, insbesondere zur experimentellen Veränderung von Populationsdichten beim Rehwild in verschiedenen Biotopen. Dabei müssen die langfristigen Reaktio-

nen an Parametern der Pflanzendecke und der Wildpopulation gleichzeitig objektiv überwacht werden.

Bei ökologischen Freilandarbeiten kann es sich nur um Fall-Studien handeln, denn es gibt wohl kaum ein Gebiet, das in allen ökologischen Parametern mit einem anderen übereinstimmt. Dennoch lassen sich eine Reihe von übertragbaren Aussagen aus dem hier vorgelegten Material ableiten, die zumindest geeignet sind, anderswo überprüft und bestätigt — oder verworfen zu werden. Ökologische Freilandarbeiten benötigen viel Zeit. Deshalb ist es einem einzelnen Bearbeiter kaum möglich, mehr als wenige Orte im Lauf seines Lebens intensiv zu studieren. So wendet sich meine Arbeit nicht zuletzt auch an diejenigen Wildbiologen, Forstleute und Jäger, die Gelegenheit haben, langfristige Beobachtungsreihen selbst durchzuführen. Ich möchte sie anregen, ihre Beobachtungen mit meinen zu vergleichen und vielleicht zu interpretieren.

Die vorliegende Arbeit konzentriert die Ergebnisse einer Studie, die als „Schlußbericht" zu einem eineinhalbjährigen Forschungsauftrag im Winter 1976/77 dem Bayerischen Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen vorgelegt wurde (ELLENBERG 1977b). Sie stützt sich auf noch breiteres Beobachtungsmaterial als der „Schlußbericht", in dem die Jahre 1972 bis 1975 aufgearbeitet worden sind, da auch das Untersuchungsjahr 1976 mit in die Auswertungen einbezogen werden konnte. Einige Angaben zur Lebensdauer von Individuen beziehen sich auf Beobachtungen bis in den Spätsommer 1977. Es war deshalb nötig, viele Tabellen des Schlußberichts neu zu berechnen. Neben den Fotos ist etwa die Hälfte der Zeichnungen neu oder doch erweitert worden. In einer sachlichen Ergänzung gegenüber dem „Schlußbericht" werden hier auch quantitative Aspekte des Territorial- und Sozialverhaltens der Rehe im Großgehege (B. 2. 1) behandelt. Sie sollen das Verständnis der Dispersionsdynamik und des Energiebedarfs von Rehpopulationen vertiefen.

Wegen ihrer Prägnanz wurden im Text häufig Ausdrücke aus der Jägersprache verwendet. Sie sind ebenso wie einige weitere Spezialausdrücke in einem Glossar im Anhang erläutert.

## Danksagung

Diese Arbeit über Rehe wäre nicht zustande gekommen ohne das langjährige fördernde Interesse Seiner Königlichen Hoheit, des Herzogs Albrecht von Bayern. Ihm gilt mein persönlich empfundener Dank für fünfeinhalb Jahre vertrauensvolle und anregende Zusammenarbeit.

Dem Generaldirektor des Wittelsbacher Ausgleichsfonds (WAF), Herrn L. von Braun, danke ich für unbürokratisches Vertrauen und manches Gespräch, ebenso Herrn Oberforstdirektor (WAF) L. Massar und dem für das Untersuchungsforstamt Stammham zuständigen Forstdirektor (WAF) K. Fellmeth. In den ersten Arbeitsmonaten war mir besonders Revierförster N. Klotz sehr behilflich.

Die Arbeiten an Rehwild bei Stammham (B. 1., 2.) waren 1970 von Dr. A. B. Bubenik angeregt worden. Er stieß beim Herzog auf bereitwilliges Interesse, mußte sich jedoch wegen Wohnortswechsels im Herbst 1971 aus dem Projekt zurückziehen. Ihm danke ich für die Vermittlung nach Stammham.

Herzog Albrecht und der WAF ermöglichten die finanzielle Ausstattung des Projekts bis 1974. Spenden der Deutschen Delegation im Internationalen Jagdrat (CIC), des Karl-Schmitz-Scholl-Fonds und des Prinzen Franz von Bayern ermöglichten den Betrieb eines VW-Kombi und die Anschaffung einiger Geräte. Unter der Finanzierung durch das Bayerische Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen von Januar 1975 bis Juni 1976 kam das Projekt zu einem vorläufigen Abschluß. Herzog Albrecht übernahm die Verlängerung um ein weiteres halbes Jahr.

Die Auswertung der ersten eineinhalb Beobachtungsjahre ergab die Grundlagen für eine Dissertation bei Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre in Kiel. Auch Herrn Dr. K. Meunier danke ich herzlich für seine damalige Betreuung.

Ebenso ist es mir ein Bedürfnis, Herrn Prof. Dr. Dr. Dr. h. c. mult. J. Brüggemann, Inst. f. Tierphysiologie, München, zu danken, der mich durch eine Anstellung an seinem Institut in meinen Arbeiten an Rehwild bei Stammham wesentlich unterstützte. Mit ihm und einem seiner wildbiologischen Mitarbeiter, meinem Freund Dr. D. Eisfeld, führte ich viele für mich wertvolle Diskussionen. Frau Dr. habil. Ute Drescher-Kaden, ebenfalls an der Tierphysiologie in München, half durch die Vermittlung ihrer Erfahrung bei der Aufzucht der Kitze für die Rehfarm (B. 2.3) im Sommer 1972. Diese Aufzucht besorgten unter der wissenschaftlichen Leitung von Dr. habil. D. von Holst, München, Frau H. Wenzel und Fräulein J. Massl. Die tierärztliche Betreuung der Farmrehe und die parasitologische Untersuchung des Sonderabschußwild-, Fallwild- und Losungsprobenmaterials übernahm dankenswerterweise Dr. D. Barth (Merck, Sharp und Dohme), München.

Bei der Beschaffung von Daten über Geschlechterverhältnisse von Kitzen zeigten sich Dr. J. L. van Haaften, Arnhem, und H. J. Verdonk, Vogelenzang, behilflich. Dr. H. Brakker, Bredstedt, nahm einige Knochenmaße an nordfriesischen Rehen. F. K. von Eggeling, staatl. Forstamt Nürnberg, sammelte u. a. Reh-Ovarien aus einem besonders kleinwüchsigen Rehbestand. Prof. Dr. A. Festetics, Göttingen, stellte bereitwillig Bibliothek und Wildmarkenkartei seines Instituts zur Verfügung. Herr Dr. H. Denk von der Obersten Jagdbehörde in München gab seine Zustimmung zu Sonderabschüssen in den Stammhamer Rehgehegen in den Wintern 1971/72 und 1973/74.

Während der Förderung durch das Staatsministerium war das „Rehwild-Projekt-Stammham" am Lehrstuhl für Landschaftsökologie der TU-München in Freising-Weihenstephan angeschlossen. Ich danke Herrn Prof. Dr. W. Haber und allen Mitarbeitern des Lehrstuhls für ihre Unterstützung und Diskussionsbereitschaft. Am Lehrstuhl bereitete Fräulein G. Seifert für ein Dreivierteljahr einen großen Teil des Materials zur Auswertung vor.

Bei den Arbeiten im Gelände halfen mir bei verschiedenen Anlässen mehrere Personen, insbesondere bei Dauerbeobachtungen, bei Kitz-Markierungsaktionen und bei Sonderabschüssen. Dr. W. Schmidt, Göttingen, betreute die Probeflächen zur botanischen Überwachung der Verbißbelastung im Rehgatter.

Frau Pellmeier, Freising, und Fräulein E. Kreis, Saarbrücken, führten viele Zeichnungen aus. Fräulein Hauser, München, verfaßte die Reinschrift des Manuskripts.

Um die Drucklegung kümmerten sich in auch persönlich hilfreicher Weise Dr. habil. E. J. Fittkau und Dr. G. Heidemann von der Zoologischen Staatssammlung München, sowie Herr Ministerialrat Deixler vom Ministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen in München. Prof. Dr. P. Müller, Saarbrücken, gab mir die Möglichkeit zur endgültigen Fertigstellung des Manuskripts.

Mein ganz persönlicher Dank gebührt schließlich meinem langjährigen Mitarbeiter im Gelände, Herrn Anton Wagner, Dunsdorf, ohne dessen verantwortungsvolle, umsichtige und zuverlässige Betreuung der Versuchsanlagen und -gehege die Arbeit an Rehen bei Stammham unmöglich gewesen wäre, und schließlich meiner Frau und den beiden Kindern, die während meiner Arbeit im Gelände und am Manuskript viele Tage und Abende Nachsicht geübt haben.

## B. Material und Methoden

### 1. Das Konzept eines Experiments

Eine individuell möglichst gut kontrollierbare Rehpopulation sollte in einem ausreichend großen Gehege ohne jagdliche Eingriffe im Laufe mehrerer Jahre anwachsen bis zum Populationszusammenbruch. Ursprünglich wurde erwartet, daß dieser Zusammenbruch eine Folge von zunehmendem Dichte-„Streß" sei, und daß sich dieser „Streß" durch geringe körperliche Entwicklung in Gewicht und Geweih, durch schlechte Nachwuchsraten und hohe Sterblichkeit zu erkennen gäbe. Um die erwarteten Dichteeffekte aber nicht in erster Linie auf Hunger zurückführen zu müssen, wurde ein geeignetes Trockenfutter (2.3) in Futterautomaten ad libitum angeboten. Es wurden jedoch bewußt — außer in der Rehfarm (2.3) — keine veterinär-medizinischen Hilfsmittel eingesetzt.

Die persönliche Entwicklung der Individuen und die Veränderung der Populationsparameter bei zunehmender Wilddichte sollten verfolgt werden. — Etwa in dieser Form war das Untersuchungskonzept durch Dr. Bubenik bei Herzog Albrecht von Bayern angeregt worden.

In einem Pilotprojekt (B. 2.2), das parallel zur Hauptuntersuchung (B. 2.1) von Oktober 1971 bis Mai 1974 lief, erwies sich jedoch, daß der erwartete Populationszusammenbruch selbst bei der extremen Wilddichte von 46 Rehen auf 15 Hektar noch nicht eintrat, solange durch künstliche Fütterung genügend Nahrung zur Verfügung stand. Unmittelbaren Auswirkungen von Dichte-„Streß" auf die körperliche Entwicklung und die Mortalität von Populationsmitgliedern bei Rehwild wird deshalb keine wesentliche Bedeutung beigemessen, zumal die in freier Wildbahn bisher festgestellten maximalen Wilddichten (u. a. Bramley 1970, Strandgaard 1972, Ellenberg 1971, 1975), obwohl von vielen für sehr hoch gehalten, vier- bis fünfmal geringer sind als die experimentell erzeugte. — Über unmittelbare Dichte-Effekte wird dagegen in der vorliegenden Arbeit ausführlich berichtet.

Die Versuchseinrichtungen (B. 2.) standen jedoch zur Verfügung und Zusammenhänge zwischen Populationsdynamik und Nahrungsangebot zeichneten sich ab. Ihnen wollten wir nun näher nachgehen. Das obige Versuchskonzept brauchte dazu nicht abgewandelt zu werden. Im Gegenteil, langfristige Kontinuität war im Interesse einer ungestörten Populationsentwicklung erwünscht und erleichterte die Interpretation der Beobachtungen.

Gut fünf Jahre lang wurde die Populationsentwicklung im Großgehege (2.1) intensiv verfolgt und mit erreichbaren Daten aus anderen Populationen (2.2, 2.3, 2.4, und freie Wildbahn in verschiedenen Gegenden Mitteleuropas) verglichen. Auf diese Weise ließ sich aus vielen Einzelergebnissen ein Bild zusammenfügen, dessen Aussage auch für den Bearbeiter in der gefundenen Konsequenz überraschend war (C. 1., D.).

## 2. Versuchseinrichtungen, Untersuchungsmethoden und Material

### 2.1 Das Rehgatter

#### 2.1.1 Beschreibung des Geländes

Die Populationsverdichtung (B. 1.) geschah ab Winter 1971/72 in einem zwei Jahre früher von Herzog Albrecht von Bayern und dem Wittelsbacher Ausgleichsfonds (WAF), auf der Hochfläche des Fränkischen Jura (500 bis 550 m NN) bei Ingolstadt im nördlichen Oberbayern, in der Nähe des Dorfes Stammham, errichteten Großgehege von 130 ha Wald, mit wenigen ha Wiesenfläche. Es wird im folgenden einfach „Rehgatter" genannt. Es ist knapp 1000 m breit (West-Ost) und gut 1300 m lang. Von Nord nach Süd ist es in vier etwa gleichgroße Forstabteilungen (1000 m × 350 m) untergliedert. Der zweite und vierte dieser Streifen, von Norden gezählt, bestehen aus einförmigem sechzig- bis fünfundsechzigjährigem Fichtenforst. Die beiden anderen Streifen stehen seit Jahren in der forstlichen Endnutzung. Die Forstwirtschaft wurde während der Untersuchungsjahre im Gehege nicht eingeschränkt. — In diesen beiden Forstabteilungen wechseln Althölzer von Fichte, Buche und wenig Lärche kleinräumig mit Kahlhieben mit üppiger Flora, Jungwüchsen und Dickungen von hauptsächlich Fichte, aber auch Buche, Eiche, Tanne und weiteren Holzarten (Schmidt 1978). Sie erweisen sich somit als ideale Lebensräume für Rehe, indem sie natürliche Äsung und Deckung in vielfachem Wechsel anbieten (Abb. 2 und 3).

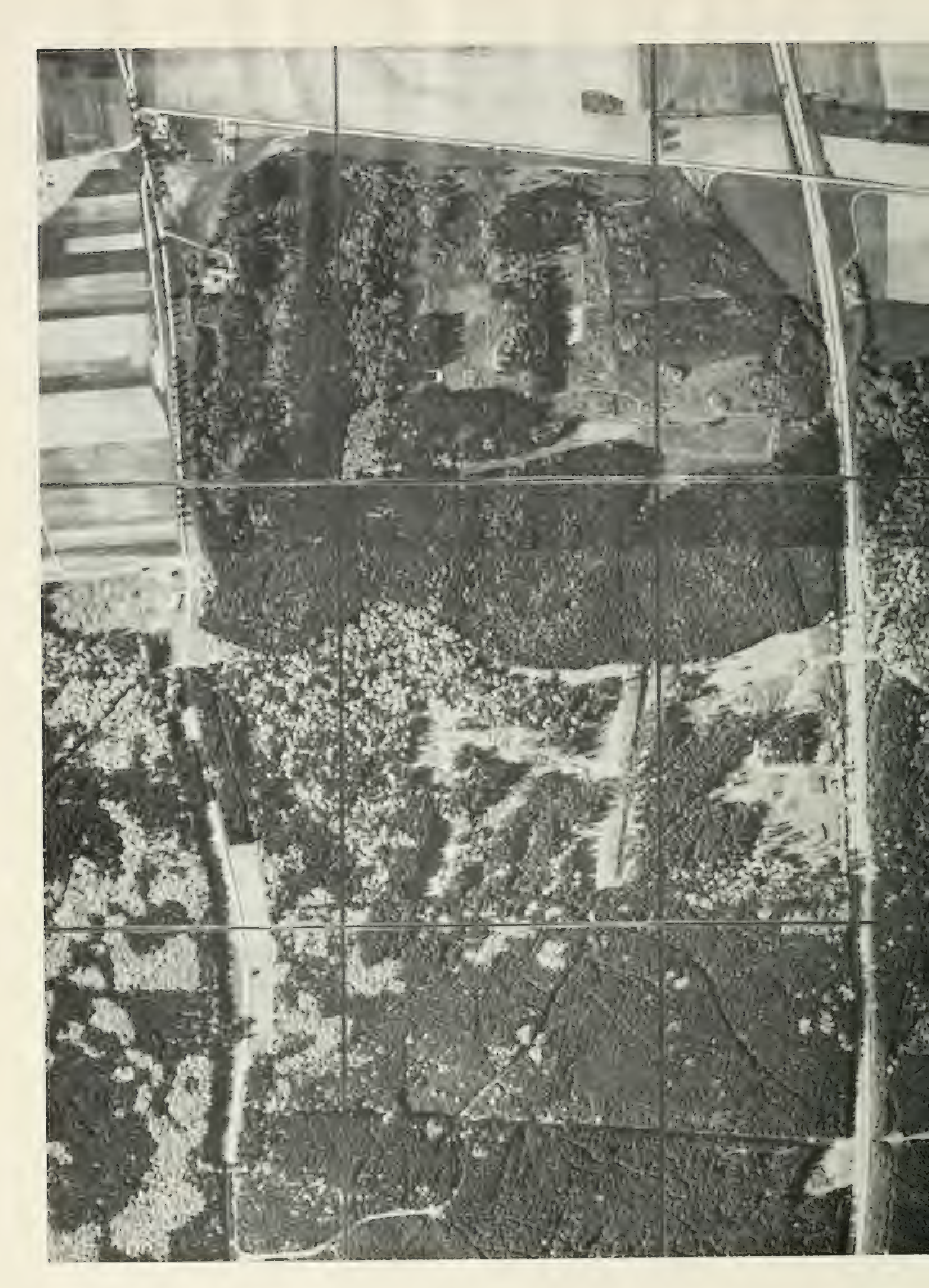
Die Böden auf der Jura-Hochfläche sind teilweise flachgründig, kalkreich und wasserdurchlässig. In Mulden hielten sich jedoch eine lehmige sogenannte „Albauflagerung", die auf Sedimente der Kreidezeit zurückzuführen ist, und Lößeinwehungen aus dem diluvialen Donautal. Solche Böden können staunaß und/oder leicht sauer sein. Oberflächliche Wasserläufe versickern bald in einer Doline. Pfützen halten sich im Schatten des Waldes aber oft wochenlang. — Im Nachbarort Kösching (447 m) werden mittlere Januar- bzw. Juli-Temperaturen von —2,2° bzw. +17,5° C gemessen. Die Jahresniederschläge schwanken zwischen 600 und 800 mm und betragen im langjährigen Mittel 691 mm. — Die Winter 1971/72 bis 1976/77 waren im langjährigen Vergleich normal bis mild. Der Sommer 1975 zeichnete sich durch große Feuchtigkeit aus, der Sommer 1976 war sehr trokken. — Starke Winde sind selten. Gelegentlich werden jedoch durchaus Fichten entwurzelt oder gebrochen.

---

Abb. 2: Rehgatter Stammham. a, im Mai 1969; b, im Mai 1973. (Freigegeben Reg. von Oberbayern, Luftamt Südbayern Nr. GS 300/7832). Der Zaun wurde im Dezember 1969 geschlossen.

Helle Baumkronen sind vor allem Buchen, gelegentlich auch Birken und Pappeln sowie Lärchen. Einige alte, einzelnstehende Eichen heben sich im Luftbild am nördlichen Rand der Wiese (mit Entwässerungsgräben) kaum ab. — Dunkle Baumkronen sind vor allem Fichten und sehr wenige Kiefern und Tannen. Kahlschläge und junge Kulturen treten sehr hell hervor, ältere Kulturen und Jungwüchse sind an kleinräumig unterschiedlichen Grautönen, Wiesen an einförmigem Grau (nur im nördlichen Drittel) zu erkennen. — Im Osten, Norden (oben) und Westen wird die Gatterfläche begrenzt durch die Autobahn A 9 (Nürnberg—München), eine Ortsverbindungsstraße und die Landstraße von Ingolstadt nach Beilngries.

Deutliche Veränderungen der Biotopstruktur ergaben sich kleinräumig durch Holzeinschlag und beim Durchwachsen von Kulturen zu jungen Stangenhölzern. Sie beschränken sich während der Untersuchungsjahre auf die erste und die dritte Forstabteilung, von Norden gezählt.





## 2.1.2 Einrichtungen

Das Rehgatter ist von einem etwa 130 cm, mit Spanndraht 150 cm hohen, optisch wenig auffälligen Zaun aus „Sechseck-Geflecht“ umgeben, der im Dezember 1969 errichtet wurde. Es ist durch ca. 17 km mit VW-Bus oder Pkw befahrbare Wege erschlossen. Auf etwa zwei Dritteln der Strecke waren Pirschfahrten auch bei nassem Wetter möglich. Für intensive Beobachtungen standen 16 Hochsitze zur Verfügung.

Ursprünglich 13, ab Spätherbst 1974 19, ab Frühjahr 1975 21 Futterautomaten (Abb. 8a) wurden an günstigen Stellen im Gelände eingerichtet. Zwei Futterautomaten waren für Rehe unzugänglich und dienten als „Nullfütterungen“ der ungefähren Erfassung von Futterverlusten vornehmlich an Gelbhals- und Rötelmäuse, Eichhörnchen, Tauben, Fa-

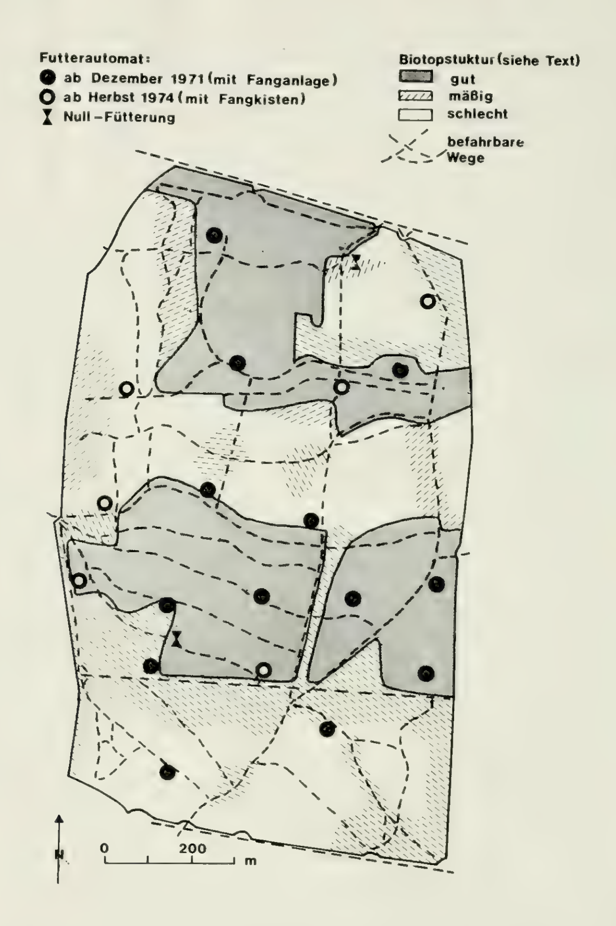



Abb. 3: Nur knapp die Hälfte der Gehegefläche ist gut geeigneter Lebensraum für Rehe, mit Altholz, Jungwuchs, Freiflächen und krautiger Vegetation in kleinräumigem Wechsel. Die monotonen Fichtenstangen- und jungen -althölzer haben jedoch als Auffanggebiete für den Populationsüberschuß im Sommer und als relativ warme, gegen nächtliche Abstrahlung schützende Flächen für alle Populationsmitglieder im Winter Bedeutung. Künstliche Fütterung erhöht auch in diesen Gebieten das Nahrungsangebot.

sane, Meisen, Goldammern, usw. An vielen Futterautomaten wurden Zeitschreiber (Abb. 8b) eingebaut, die die Benützung mechanisch registrierten.

Dreizehn Futterautomaten wurden mit automatisch arbeitenden Großfallen (Abb. 9a) kombiniert, in denen Rehe, falls nötig, zu jeder Jahreszeit gefangen werden konnten[1]). An den übrigen Futterstellen wurden Kastenfallen aufgestellt (Abb. 9b), die aber nur bei Schneelage befriedigenden Fangerfolg brachten. Die allwinterliche Fangaktion wurde ab Dezember 1972 intensiviert durch den Einsatz einer „Sammelkammer", in Form eines etwa 2 m hohen sichtdichten Bretterzauns von ca. 60 mal 60 m im Geviert, um eine damals achtjährige Fichtendickung. In diesem Kleingehege konnten bei entsprechender Zufütterung bis zu etwa 65 gefangene Rehe im Dezember und Januar notfalls wochenlang „aufbewahrt" werden. Dies wurde erforderlich, um auch der scheueren, weniger leicht fangbaren Rehe habhaft zu werden. Zu diesem Zweck mußten auch andere Fangmöglichkeiten genutzt werden, z. B. Überraschen und Greifen in kleinen eingezäunten Marktstammkohl-Äckern oder der Einsatz beköderter Kastenfallen (Abb. 9b) in der Nähe beliebter Einstände und Wechsel (Ellenberg 1977c).

### 2.1.3 Methoden

Die Zäune wurden regelmäßig kontrolliert und, auch unmittelbar nach Stürmen, falls nötig, instand gesetzt. Mir ist kein Reh bekannt, das während der Untersuchungsjahre aus dem Rehgatter entwichen oder in dieses eingedrungen wäre.

Im Spätherbst und zu Winterbeginn wurde im Rehgatter im Laufe einiger Wochen eine möglichst quantitative Fangaktion durchgeführt. Bei dieser Gelegenheit wurden die Tiere gewogen (s. u.) und markiert. Zur Markierung wurden starre Kunststoffhalsbänder verwendet, deren Grundfarbe den Geburtsjahrgang des markierten Tieres bezeichnete. Die individuelle Kennzeichnung erfolgte durch aufgenietete, einfache geometrische Zeichen, die in jeder Raumlage unverwechselbar sein mußten. Ein weiteres einheitliches Symbol auf jedem Bockhalsband ermöglichte auch die Unterscheidung der Geschlechter auf den ersten Blick (Abb. 1 und 4 bis 7).

---

Abb. 4—7: Fast alle vorhandenen Rehe waren markiert und damit leicht individuell zu erkennen. Die Grundfarbe des Halsbands bezeichnete den Geburtsjahrgang. Ein auf den ersten Blick erkennbares, einfaches geometrisches Zeichen charakterisierte das Individuum. Zusätzlich wurde eine Ohrmarke angebracht als Sicherheit für den Fall eines Halsbandverlustes.

Abb. 4: Mindestens achtjähriger Territorialer Bock Mitte Mai, flüchtig. Die Haare sitzen so locker, daß sie bei heftiger Bewegung stieben.

Abb. 5: Derselbe Territoriale Bock, im Dezember. Das Geweih ist abgeworfen, die Bewegungen sind, trotz Flucht in vergleichbarer Situation wie oben, verhalten. — Ein zusätzliches Zeichen, das auf den kleineren Halsbändern der Weibchen fehlt, macht Böcke auch im Winter auf den ersten flüchtigen Blick erkennbar.

Abb. 6: Flüchtiges Schmalreh im Hochsommer. Es hatte sich bis zum letzten Moment „gedrückt". — Deutlich erkennbar die Ohrmarke. Ihr Außenflügel war, der Auffälligkeit halber, stets weiß, der Innenflügel jedoch, dem Jahrgang entsprechend, farbig und beim zum Beobachter hin sichernden Stück meist zu erkennen.

Abb. 7: Trächtige Geiß im April. Die im Vergleich zu einem Schmalreh stärker konvexe Bauchlinie beginnt sich abzuzeichnen. — Das Tier gehörte zu einem Jahrgang, in dem eine abweichende Form des Halsbandes ausprobiert wurde.

---

[1]) Diese Fallen waren im wesentlichen von Herzog Albrecht von Bayern entworfen worden.







Die Tiere wurden zusätzlich mit einer numerierten Ohrmarke versehen, um sie auch nach eventuellem Verlust des Halsbandes sicher wiederzuerkennen (Abb. 6).

Die Halsbänder waren so konzipiert, daß sie bei extremer mechanischer Beanspruchung zerbrachen. Dadurch wurden Gesundheit und Leben ihrer Träger geschont.

Weibchen verloren ihre Halsbänder nur äußerst selten. Bei erstmals territorial werdenden jungen Böcken, nicht bei älteren Territorialen, war der Verlust des Halsbandes im Zuge der oft heftigen Einstandskämpfe jedoch die Regel. Sie mußten beim nächsten Fang ummarkiert werden.

Die gefangenen Rehe wurden normalerweise an Ort und Stelle versorgt und in die Sammelkammer transportiert. Wegen des Einsatzes automatischer Fallen waren dazu nur zwei Personen erforderlich. Jeweils zu Beginn der jährlichen Fangaktion wurden im Laufe einer Nacht bis zu 35 Rehe gefangen. An ihnen hatten wir bis in die späte Abenddämmerung zu tun. Der Zeitpunkt der Wägung beeinflußt aber das Lebendgewicht bis zu einem gewissen Grade (C. 5.3).

Dennoch wurden die Wägungen als Maße für Körpergröße und Konstitution der Individuen verwendet. Viele Verhaltens- und Reproduktionsdaten waren mit ihnen gut korrelierbar. — Sonderabschüsse im Spätwinter und Vorfrühling brachten ergänzende Gewichtsrelationen und wesentliche Einblicke in die Verdauungsphysiologie (EISFELD 1975a) und Reproduktionsdynamik.

Der Verbrauch an Trockenfutter im Rehgatter und in der Rehfarm (B. 2.3) wurde in Abständen von zehn bis vierzehn Tagen durch Zurück- und Einwägen





Abb. 8 a: Im Rahmen eines Experiments zur Frage der Reaktion von Rehpopulationen auf sehr hohe Wilddichten (Kapitel B. 1) stand den Rehen im Gatter Futter ad libitum in Automaten (ein Automat je 6 bis 10 ha) zur Verfügung.

Abb. 8 b: Futterautomaten, die von gegenüberliegenden Seiten zugänglich waren, haben sich besonders bewährt, da sich an ihnen die Rehe gegenseitig nur wenig sozial behindern. — Die Klappen über den Futtertrögen sind vom Talg der Rehe verschmiert. Sie mußten von den Tieren mit dem Kopf eingedrückt werden. Diese Bewegung übertrug sich mechanisch auf einen Zeitschreiber (oben im Automaten).

gemessen und in Beziehung zur Anzahl vorhandener Rehe gebracht. Die auf diese Weise unter Berücksichtigung des Verbrauchs an den Nullfütterungen für das Rehgatter erhaltene Kurve über den Futterverzehr „pro Reh und Tag" im Jahreslauf (Ellenberg 1974a, 1975) konnte durch entsprechende Messungen an Einzeltieren und kleinen Gruppen in der Rehfarm verifiziert und interpretiert werden (vgl. C. 2.2).

Die dritte methodische Stütze war die Registrierung der Besuche der Futterautomaten durch Rehe im Rehgatter und in der Rehfarm (vgl. Ellenberg 1974a). Bei den Automaten mußte von den Tieren eine Pendelklappe eingedrückt werden, wenn sie das Futter erreichen wollten (Abb. 8a). Die Bewegung dieser Klappe war mit mechanischen Zeitschreibern (Abb. 8b) registrierbar. Später wurde ausgewertet, ob oder ob nicht „Aktivität" zu verzeichnen war in den 96 Viertelstunden-Intervallen des Tages. Die Intensität solcher Aktivität im betrachteten Viertelstunden-Intervall blieb bei der Auswertung unberücksichtigt. Die so erhaltenen Aktivitätsnachweise wurden über Zeitspannen von 10 bis 30 Tagen für einen oder mehrere Futterautomaten akkumuliert (vgl. Abb. 19, 20, Kapitel C. 3.3).

Grundlage der meisten der im Kapitel C dargestellten Ergebnisse waren neben den Wägungen, der Registrierung der Aktivität und der Messung des Futterverbrauchs vor allem Sichtbeobachtungen an den individuell erkennbaren Rehen mit einem zehnfachen Feldstecher vom Auto aus und direkte Beobachtungsprotokolle mit Kartenskizzen im Gelände. Gelegentlich mußte ein dreißigfach vergrößerndes Spektiv zu Hilfe genommen werden. Beobachtungszeit und Wetterverhältnisse wurden festgehalten, der Beobachtungsort in einer Karte (Maßstab 1:6000) auf ca. 20 m genau eingetragen. Verhalten, Begleiter, Haar- und Geweihzustand, Trächtigkeit und Sichtbarkeit von Gesäuge oder Hodensack wurden protokolliert. Im Frühjahr zur „Fege"- und „Setzzeit", sowie im Juli/August, zur Brunft- und „Blatt"-Zeit intensivierte ich die Beobachtungstätigkeit. Die Pirschfahrten fanden nach eingehenden methodischen Voruntersuchungen (Ellenberg 1974a) vor allem in den Abend- und frühen Morgenstunden statt, in Stichproben auch bei Nacht und tagsüber. — Die Hochsitze wurden fast nur zu Kontrollbeobachtungen, z. B. zur Bestätigung lange nicht mehr gesehener Individuen, benutzt. Bei Hochsitz-Beobachtungen kann man zwar einzelne Rehe unter Umständen recht ausführlich beobachten, was für Verhaltensprotokolle nützlich ist. Man bekommt aber vom Hochsitz aus pro Zeiteinheit nur ausnahmsweise so viele Individuen zu Gesicht wie bei einer Pirschfahrt mit dem Auto.

Weitere Methoden, z. B. bezüglich der Erarbeitung von Homerange-Karten, sind in den entsprechenden Kapiteln skizziert.

### 2.1.4 Material

Trotz großen Aufwandes konnten nicht alle Rehe gefangen werden. Von den im Untersuchungszeitraum sieben Monate und älter gewordenen 93 weiblichen und 103 männlichen Rehen im Gatter wurden 75 bzw. 85 individuell markiert. Einen ähnlichen Fangerfolg verzeichnete auch Strandgaard (1972). Die unmarkiert gebliebenen Tiere waren vorwiegend Kitze. Die meisten von ihnen wurden bei späteren Anlässen doch noch gefangen oder starben. Sehr wenige wurden geschossen, um Verwechslungen vorzubeugen (6.3.1.1). Unter den 56 weiblichen und 55 männlichen Rehen, die während der Untersuchungen ein Alter von zwei Jahren und mehr erreicht hatten, blieben nur zwei Böcke unmarkiert. Sie waren wegen individueller Merkmale nicht zu verwechseln.

Im Verlauf von sechs Wintern fingen wir von Dezember 1971 bis Dezember 1976 im Rehgatter insgesamt 186 verschiedene Rehe[2]) viele Male und haben sie insgesamt 885mal gewogen (Tabelle Anhang 1). Weitere 43 Rehe wurden im Umgriff und in freier Wildbahn zusammen über 200mal gefangen und etwa 120mal gewogen.

---

[2]) Einige wurden im Winter 1971/72 aussortiert, um die Ausgangspopulation für das „Verdichtungsexperiment" (2.1) einzustellen.

Da bereits nach dem Gatterschluß im Winter 1969/70 eine quantitative Fangaktion vom örtlichen Forstpersonal durchgeführt worden war, um die Zahl der eingegatterten autochthonen Rehe zu ermitteln, kann das Alter der Rehgatterrehe ab Geburtsjahrgang 1969 genau angegeben werden. Zweifelsfälle, ob Kitz oder älteres Reh, lassen sich an lebenden Tieren im Dezember nur ausnahmsweise nicht entscheiden (vgl. STRANDGAARD 1972). Bei den 1968 und früher geborenen Rehen gaben die jedem Jäger vertrauten „Altersmerkmale" und teilweise auch das Gewicht Hinweise, ob sie im Winter 1969/70 jung, mittelalt (≧2,5 Jahre) oder alt (≧ ca. 6 Jahre) waren.

86 Rehe wurden anläßlich zweier Sonderabschuß-Aktionen im Spätwinter und Vorfrühling gesammelt. Davon entfielen 19 im Januar und Februar 1972 auf das „Rehgatter", um die erwünschte Ausgangspopulation (Tab. 15) einzustellen. Insgesamt 67 Rehe aus dem Umgriff, dem „Rehgatter II" (einem südlich ans „Rehgatter" anschließenden Gehege von 100 ha Wald) und aus dem „Saugatter Stammham-Bettbrunn" (3300 ha) wurden von Februar bis Mai 1974 untersucht. Zwölf weitere Rehe wurden im Laufe der Untersuchungen im „Rehgatter" geschossen (Tab. 28). Außerdem konnten etwa 20 Stück Fallwild (Unfall, Durchfall, Winterfallwild) noch genügend ausgewertet werden.

Der Verbrauch an Trockenfutter im Rehgatter pro Reh und Tag im Jahreslauf wurde bereits früher (ELLENBERG 1974a, 1974b, 1975) an Hand typischer Kurven dargestellt. Ausführungen zu diesem Thema in der vorliegenden Arbeit beziehen sich fast ausschließlich auf entsprechende neue Messungen aus der Rehfarm.

Auch die Ergebnisse der in vier Jahren in Rehgatter und Rehfarm mit Hilfe der Zeitschreiber an den Futterautomaten registrierten Freßaktivität werden in dieser Arbeit nur skizzenhaft dargestellt. Sie finden sich ausführlicher in den Veröffentlichungen 1974a und 1977b. Die Aktivität von Rehen, die sich auch in der „Beobachtbarkeit" definierter sozialer Klassen ausdrückt, wird hier dagegen überhaupt nicht bearbeitet. Zu diesem Thema sei auf ELLENBERG 1974a, 1975 und 1977b verwiesen. Eine Arbeit, die die Beobachtbarkeit von Rehen in Hinblick auf deren Zählbarkeit, als Grundlage für jagdliche Planungen, behandelt, wird z. Z. vorbereitet.

Einen Überblick über die Anzahl der im Rehgatter pro Jahr beobachteten Rehe gibt dagegen die Tabelle 1. Das System der Halsbandmarkierung (B. 2.1.3) hat sich besonders bewährt, denn ein sehr hoher Prozentsatz gesehener Rehe konnte zumindest einer sozialen Klasse (siehe Glossar) zugeordnet werden.

Tabelle 1

Beobachtungsaufwand und -erfolg. — Rehgatter Stammham

| Zeitraum | 1972 Februar bis Dezember | 1973 Februar bis August | 1974 Februar bis Novemb. | 1975 Januar bis Novemb. | 1976 Januar bis August | Total 699 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Pirschfahrten | 185 | 161 | 105 | 173 | 75 | 699 |
| Stunden-Pirsch | 425 | 288 | 152 | 237 | 101 | 1203 |
| Stunden pro Pirsch | 2,30 | 1,79 | 1,45 | 1,37 | 1,35 | 1,72 |
| vorhandene Rehe (ohne Kitze) | 37 | 56 | 67 | 87—61 | 86—80*) | |
| beobachtete Rehe | 1320 | 2057 | 1714 | 3302 | 1915 | 10 308 |
| soziale Klasse erkannt | 1255 | 2018 | 1682 | 3243 | 1823 | 10 021 |
| gesehene Rehe pro Stunde | 3,11 | 7,14 | 11,82 | 13,93 | 18,96 | 8,57 |

*) 1977 ca. 105 im Spätwinter

## 2.2 Der „Umgriff"

Unter diesem Namen stand ein kleineres Gehege von 15 ha Wald mit einer kleinen Wiese zur Verfügung. Es diente zur Erprobung neuer Fangmethoden und Fallen, vor allem aber zum Sammeln von Erfahrungen mit sehr hohen Wilddichten. — Im Oktober 1971 wurde hier, neben autochthonen Rehen, eine Anzahl von Wildfängen aus der Umgebung eingesetzt, so daß die Ausgangsdichte mit 18 Tieren bereits über 100 Rehe auf 100 ha Fläche betrug. Auch diese Population wurde markiert und durfte sich bis zu einer Abschußaktion im Frühling 1974 zweieinhalb Jahre lang bei Fütterung aus vier Automaten entwickeln.

In dieser Zeit war die Population von 18 auf insgesamt 45 bis 46 Rehe gewachsen. Die in der Fußnote mitgeteilten Populationsparameter deuten auf eine dynamische Populationsentwicklung ohne Anzeichen für einen nahe bevorstehenden „Zusammenbruch". Diese Daten sollen bereits an dieser Stelle aufgeführt werden, da die „Umgriff"-Population später nicht mehr im Zusammenhang behandelt wird[3]).

Der Sonderabschuß, in dessen Verlauf im Umgriff von Februar bis Mai 1974 insgesamt 34 Rehe erlegt und 4 Stück Fallwild gefunden wurden, war erforderlich, weil die gefütterten Rehe einen für die zuständigen Förster nicht mehr länger hinzunehmenden Verbißschaden an jungen Fichten-Kulturen verursachten, und weil über die Ermittlung von Lebendgewichten hinaus weitere populationsdynamische und physiologische Meßwerte gewonnen werden sollten. Sieben bis acht Rehe überlebten die Aktion (vgl. C. 4.3.2).

---

Abb. 9 a: Großfanganlage im Winter. Zwischen Ende November und Januar wurden jedes Jahr möglichst alle Rehe im Rehgatter gefangen, gewogen und markiert. Die Futterautomaten im Zentrum der Fanganlagen waren in der übrigen Zeit frei zugänglich.

Abb. 9 b: Auch freistehende einfache Fangkisten haben sich bei Schneelage bewährt. — Nur mit schonenden Fangmethoden war bei den unvermeidlichen vielfachen Wiederfängen von Einzeltieren die vorliegende Studie überhaupt durchführbar.

Anton Wagner (links) und der Verfasser mit einem soeben gefangenen sechseinhalbjährigen Territorialen Bock, der im Sommer bei Kämpfen sein Halsband zerbrochen hatte.

Abb. 10: In der „Rehfarm" wurden über 25 Tiere gleichzeitig unter kontrollierbaren Bedingungen einzeln und in kleinen Gruppen gehalten. — Hier ein Teil des Weibchentrakts, noch im Ausbau.

Abb. 11: Es wurde in der Rehfarm wie auch im Rehgatter ein Futter stets gleichbleibender Zusammensetzung geboten. Bei gruppenweiser Haltung konnte auch der Mehraufwand an Futterenergie gemessen werden, der in Zeiten sozialer Auseinandersetzungen nötig war. — Hier eine Jährlingsgruppe Anfang Juli. Ein „zurückhaltender", aber ranghoher Bock liegt ruhig am Boden, während sich der Ranghöchste Respekt verschafft.

---

[3]) Im „reproduzierenden Bestand" lebten 7 Böcke im Alter von drei Jahren und mehr, davon mindestens vier Territoriale und ein Greis, der in der Fegezeit im März eines natürlichen Todes starb. Dreizehn trächtige Geißen waren vorhanden. Daneben gab es vier qualitativ gute, zweijährige, nicht territoriale Böcke. Die 12 älteren Weibchen führten noch im Spätwinter 1974 zusammen 21 bis 22 Kitze des Vorjahres. 10 erlegte, trächtige Geißen trugen zusammen 21 Föten. Das durchschnittliche Gewicht der zehn Böcke (mit Ausnahme des Greises) betrug im Spätwinter und Vorfrühling 18,6 kg, das der zehn Geißen 17,7 kg, jeweils „aufgebrochen mit Haupt", und lag damit um gut drei Kilogramm höher als in der benachbarten freien Wildbahn.

Zwei Geweihgewichte überschritten 350 g, nur eines lag unter 200 g (mit ganzem Schädel).





## 2.3 Die „Rehfarm“

In einem nach oben offenen Stallkomplex mit 24 Einzelboxen à 50 qm, den wir „Rehfarm“ nannten, konnte eine Anzahl von gleichzeitig 25 bis zeitweise über 30 Rehen in ihrer körperlichen Entwicklung näher beobachtet werden. Sie erhielten dasselbe Trockenfutter, wie es auch im „Rehgatter“ und im „Umgriff“ verwendet wurde, daneben Wasser und täglich einen kleinen Laubholzzweig, der durchaus nicht immer benötigt wurde (vgl. Ellenberg 1974 a). — Das Futter bestand je zur Hälfte aus einem Gemisch von Körnermais und Rückständen aus der Sesam- und Kokosverarbeitung, im Verhältnis 2:3. Beigefügt waren geringe Prozentsätze an Mineralien, Spurenelementen und Vitaminen. Außer dem Körnermais war dieses Trockenfutter pelletriert. Die Zusammensetzung des Futters wurde während der Untersuchungsjahre so konstant wie möglich gehalten. Das Futter enthielt etwa 87,5 % Trockensubstanz, war zu 79 % verdaulich (Futterwerttabelle der DLG. 1968). Es wurde mit einem Gehalt von ca. 4,4 Kilocalorien[4]) pro Gramm Trockensubstanz gerechnet. Die Futtermischung wurde nach Erfahrungen von Herzog Albrecht von Bayern im Kraftfuttermittelwerk des WAF in Feldmoching bei München hergestellt.

Die Farmrehe stammten größtenteils aus einer 1972 bei Stammham durchgeführten Aufzucht bayerischer Rehkitze mit Hilfe von Milchaustauschern (Drescher-Kaden et al. 1972, Massl 1973). Nur wenige Rehkitze wurden dabei auf uns Menschen als Sozialpartner geprägt, da genügend gleichaltrige Rehe für diesen Zweck zur Verfügung standen und offensichtlich vorgezogen wurde. Die Kinder unserer Aufzuchtsrehe sind in jeder Beziehung vor uns scheu. Sie brachten 1976 bereits die zweite Nachzuchtgeneration hervor. — Neben diesen Aufzuchtrehen und ihren Nachkommen wurden in der Rehfarm auch einige Wildfänge für bestimmte Vergleiche gehalten.

Außer einigen über 24 Monate alten Böcken wurden die meisten Farmrehe in unregelmäßigen Abständen von 10 bis 30 Tagen gewogen. Ihr Futterverzehr pro Tag wurde gemessen, ihre Freßaktivität mittels Zeitschreibern (Rüttelschreibern der Firma Kienzle) registriert. Haarwechsel, Geburts- und andere phänologische Termine wurden festgehalten. Die Tiere wurden einzeln oder in unterschiedlich zusammengesetzten Gruppen gehalten. Veterinärmedizinische Hilfe war nur selten nötig. Insbesondere brauchten Antihelminthica kaum eingesetzt zu werden, weil sich Entoparasiten auf dem mit grobem Kies geschotterten Boden nicht weiterentwickeln konnten. So bietet sich die Farmpopulation als Vergleichs- und Bezugspopulation für die vor allem im Rehgatter erarbeiteten Zusammenhänge an.

## 2.4 Die „Freie Wildbahn“

Eine weitere Vergleichspopulation stand auf einer Fläche von etwa 100 ha Wald mit angrenzenden Feldern, in freier Wildbahn unter Beobachtung. Von diesen Feldern abgesehen war aber die ökologische Situation unmittelbar vergleichbar mit der im Rehgatter und im Umgriff. — In dieser „Freien Wildbahn“ konnten nur sechzehn der etwa 50 bis 60 vorhandenen Rehe (Ellenberg 1975, 1977b) mit Halsbändern markiert werden. Doch waren einige weitere Weibchen und wohl alle unmarkierten Böcke auch ohnedies individuell unterscheidbar. Über 1500 Beobachtungen bei 130 Pirschen zwischen Februar 1975 und April 1976 ergaben Daten über Beobachtbarkeit im Jahreslauf, Homerange-Größen, Sozial- und Territorialverhalten und Nachwuchsraten. Sie ließen sich mit den entsprechenden Daten aus dem Rehgatter vergleichen.

---

[4]) 1 Kcal (Kilocalorie) = 4186 Joule.

## C. Beobachtungen zur Populationsökologie

### 1. Einleitung

Es fiel mir nicht leicht, für die Darstellung einer Fülle von Einzelergebnissen einen „Roten Faden" zu finden. „Selbstregualtion" von Rehpopulation bot sich schließlich als Ordnungsprinzip an. Diese Anordnung entspricht nicht dem Versuch, eine eventuell vorgefaßte Meinung zu bestätigen. Sie ergab sich vielmehr aufgrund umfangreicher empirischer Untersuchungen auf induktivem Weg (Ellenberg 1977 b). Dem Leser zuliebe wurde jedoch in der vorliegenden Arbeit auf eine breitere Darstellung verzichtet.

„Selbstregulation" soll hier verstanden werden als Gegensatz zur Fremdregulation d. h. zur Regulation von Rehpopulationen durch Jagd und andere unmittelbare Einflüsse von außen. Hierzu zählen z. B. auch Raubtiere, landwirtschaftliche Maschinen, Automobile, Katastrophenwinter usw. Sie alle können lokal und/oder zeitlich begrenzt durchaus Populationsentwicklungen dämpfen oder vorübergehend zurückwerfen. Zu einer echten Regulation sind diese Eingriffe jedoch nur bei ständiger Wiederholung in ausreichender Intensität imstande.

Es ist wesentlich festzustellen, daß Bejagung in der Bundesrepublik Deutschland für die Mortalität von Rehen nur einer von vielen Faktoren sein kann. Sie trägt oft nur am Rande zur Regulation von Rehpopulationen bei. Dort, wo man versuchte, lokal, d. h. mindestens auf Forstamtsebene, Rehpopulationen jagdlich zu regulieren, erkannte man, daß dazu schon in nur mäßig geeigneten Rehbiotopen unerwartet hohe Streckendichten notwendig waren, nämlich mehr als acht bis zehn erlegte Rehe pro 100 ha Wald statt der gewohnten zwei bis drei (Rodenwaldt 1972, 1975; Sperber 1975; Rau, Oberforstdirektion Stuttgart [persönl. Mittlg. 1976], Kolster, Oberforstdirektion Braunschweig [persönl. Mittlg. 1977] und viele weitere Hinweise). — Doch auch in solchen intensiver bejagten Populationen bleiben natürliche Ursachen für weitere Todesfälle verantwortlich. Diese scheinen nötig für eine evolutive Einpassung der Populationen in die gegebenen Umweltverhältnisse. Es kann deshalb nicht das Ziel einer vernünftigen Bejagung sein, möglichst alle Todesursachen selbst zu setzen, sondern lediglich ihren Anteil im Rahmen der Gesamtmortalität zu optimieren.

Die Populationsdynamik von Tierbeständen ist bestimmt durch Zu- und Abwanderung einerseits und Geburten und Todesfälle andererseits.

Daß sich Rehpopulationen auf einer ca. 450 ha großen Gutsfläche mit intensiver Landwirtschaft, davon ca. 150 ha Wald, jahrzehntelang „von selbst", d. h. durch Abwanderung ein- und zweijähriger Jungtiere konstant halten können, wurde von Strandgaard (1972 a) in Dänemark in einer klassisch zu nennenden Studie gezeigt.

Es stellte sich, trotz zeitweilig starker Störungen, über mehr als zwanzig Jahre hin eine konstante Wilddichte von ca. 60 Rehen pro 100 ha Wald, bzw. etwa 20 Rehen pro 100 ha Gesamtfläche ein. Der Überschuß an Jungrehen wanderte ab und wurde in der Umgebung des Gutes, wo nach dänischen Bestimmungen ein für deutsche Verhältnisse unvorstellbar hoher Jagddruck herrschte, sehr bald erlegt. Auf der Untersuchungsfläche selbst dagegen ruhte die Jagd. Daheimgebliebene Rehe wohnten, von Ausnahmen abgesehen, bis an ihr Lebensende in dem einmal gewählten Streifgebiet (Homerange) von größenordnungsmäßig 10 bis 50 ha und waren durch den starken Jagddruck auf den umliegenden Flächen nicht gefährdet. In Einzelfällen kamen Umstellungen vor, namentlich bei manchen weiblichen Tieren. Die Rehpopulation blieb in guter Konstitution (Körpergewichte, Reproduktionsraten, Geweihqualitäten), denn das Nahrungsangebot auf den Feldern war günstig und wurde nicht übernutzt, weil der Überschuß an Rehen stets abwandern konnte.

Strandgaard's Untersuchung wurde im dänischen Jungmoränen-Hügelland, nördlich Arhus, durchgeführt, einem landschaftlich, klimatisch und wirtschaftlich durchaus mitteleuropäischen Gebiet. Der einzige wesentliche Unterschied zu westdeutschen Verhältnissen besteht darin, daß in der Umgebung der Untersuchungsfläche Rehe selten waren, während sie in Deutschland offenbar seit vielen Jahren jeden nur irgend geeigneten Raum bis an die Grenzen seiner Tragfähigkeit besiedelt haben (s. u.). Nur in den Nachkriegsjahren wurde ihre Abundanz stellenweise gedrückt (Ellenberg 1971, 1974 b). — Infolgedessen verläuft die Selbstregulation von Rehpopulationen in Deutschland nach anderen Regeln als in Dänemark, nämlich über eine Drosselung der Nachwuchs- und eine Steigerung der Sterberaten. Diese Art der Selbstregulation ist, wie sich erweisen wird, letztlich nahrungsabhängig. Deshalb sollen die Ansprüche des Rehwilds an seine Nahrung zuerst behandelt werden (vgl. Eisfeld 1976).

Es folgt dann die Darstellung des Territorial- und Sozialverhaltens und seiner Auswirkungen auf die zeitliche und räumliche Organisation von Rehpopulationen in Homerange- und Territorienkomplexen. Auf diese Weise ergibt sich ein Einblick in die Mechanismen, die den Zugang zu Nahrungsquellen für die Einzeltiere im Rahmen der innerartlichen Konkurrenz bestimmen. Berechnungsversuche erläutern das Ausmaß der Belastung natürlicher Nahrungsquellen durch Rehpopulationen unter begründeten Annahmen. Die folgenden Kapitel beschreiben die Auswirkungen unterschiedlichen Nahrungsangebots auf das körperliche Wachstum von Individuen und auf die Parameter der Populationsstruktur und Populationsdynamik.

## 2. Nahrung und Energiebedarf

### 2.1 Einführung und Literaturüberblick

Rehe sind für Wachstum und Produktion jeglicher Art, z. B. Milchproduktion, in viel stärkerem Maße als andere einheimische Wiederkäuer auf die Nutzung leicht verdaulicher Pflanzenteile angewiesen. Dies äußert sich z. B. in anatomischen Besonderheiten des Verdauungstraktes, die Hofmann nach vergleichender Untersuchung einer großen Zahl ostafrikanischer (1966, 1973) und einheimischer (1974, 1977) Wiederkäuer veranlaßten, diese Tierart zu den typischen „Konzentratselektierern“[5]) unter den Wiederkäuern zu stellen. Die Pansen dieser Gruppe zeichnen sich gegenüber denen von typischen „Rauhfutterfressern“ („Grazer“), z. B. Schafen, durch relativ zum Körpergewicht geringere Größe, geringeren Füllungsgrad, zwei anstatt drei und schwächer ausgeprägte Blindsäcke, schwächere Muskelpfeiler und eine dichtere Besetzung mit Pansenzotten aus. Felber (1968), Feustel (1967), Ute Drescher-Kaden — Brüggemann (1968—1977), sowie Langer (1974) haben diese Befunde in Teilaspekten anatomisch bestätigt. Insbesondere Drescher-Kaden hat die Aussagen durch Untersuchungen z. B. über Bakterien und Protozoen im Pansensaft, Nährstoffzusammensetzung der Ingesta, Produktion flüchtiger Fettsäuren aus dem Panseninhalt post mortem in vitro und weitere Parameter physiologisch wesentlich erweitert und abgesichert. Nach ihren Ergebnissen ist der Panseninhalt von Rehen, im Vergleich zu im selben Biotop lebendem Rotwild bzw. Dam- und Muffelwild, eiweißreicher, leichter verdaulich und wird rascher umgesetzt. Es ist deshalb

---

[5]) Vielleicht treffender „Verdaulichkeitselektierer“?

auch erforderlich, daß der Pansen häufiger pro Tag gefüllt wird, was sich im Vergleich zu den übrigen einheimischen Wiederkäuern u. a. in einer größeren Anzahl von Äsungsperioden im Laufe von 24 Stunden ausdrückt (3.3). Im Frühsommer sind in günstigen Lebensräumen die physiologischen zwischenartlichen Unterschiede geringer, im Winter und in ungünstigen Biotopen größer (Drescher-Kaden). Dies macht deutlich, daß die übrigen Wiederkäuer noch mit Nahrung von geringerer Qualität auskommen, während Rehe auf die Selektion leichtverdaulicher Nahrung angewiesen sind. Bei zwischenartlicher Nahrungskonkurrenz sind sie deshalb unweigerlich der unterlegene Partner, wozu überdies auch noch ihre relativ geringe Körpergröße und damit geringere „Reichweite" beiträgt. Ihre Nahrung finden Rehe in der bekannten „naschhaften" Art: sie selektieren beim Äsen systematisch z. B. schwellende Knospen, sprießendes Grün, Blüten, Früchte oder Fruchtstände, Samen, Keimlinge, junge Blätter und sogar Rhizome, z. B. von *Anemone nemorosa,* die sie aus dem lockeren Waldboden scharren können.

Viele Nahrungspflanzen des Rehwildes haben als Waldbäume forstwirtschaftliche Bedeutung. So beschäftigt sich mit der Nahrungswahl von Rehen eine größere Anzahl von Autoren.

Botanische Panseninhaltsanalysen liegen z. B. vor von Mottl (1957), Koller (1961), Dragoev (1964), Siuda et al. (1969), Onderscheka und Jordan (1974) u. a. Auf Analysen der Pflanzenepidermisreste im Kot stützte sich Hegg (1961), auf direkte Beobachtungen im Zusammenhang mit vegetationskundlichen Aufnahmen vor allem Klötzli (1965), aber auch Esser (1958). Direkte Vegetationsanalysen bezüglich der Nutzung durch Rehe unternahmen z. B. Daburon (1968) und Thomson (1966). Aufschlußreich ist in diesem Zusammenhang die Beobachtung der Vegetationsentwicklung in kleinen Zäunen im Vergleich mit ungezäunten Flächen, wie sie vor allem unter forstlichen Gesichtspunkten immer wieder geschieht (z. B. Burschel 1975, König 1976, Schauer 1976, 1977, Schmidt 1978). Zusammenfassende Übersichten geben u. a. Becker-Dillingen (1941), Bubenik (1959), Juon (1963), Jackson (1974) und unter mehr praktischen Gesichtspunkten Ueckermann (1971). Aufs Reh beschränkte Zusammenfassungen wurden vom Berichterstatter früher vorgelegt (1971, 1974a, b, 1975b). Im amerikanischen Schrifttum finden sich entsprechende Untersuchungen über nahe verwandte Hirscharten *(Odocoileus)* in großer Zahl. Aufschlußreiche Übersicht geben z. B. Klein (1970) und Moen (1973).

Seit einigen Jahren geht eine polnische Arbeitsgruppe im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP), die sich mit der Rolle der Wirbeltiere in Wald-Ökosystemen befaßt, dem Nahrungsbedarf von Rehen auch experimentell nach (Bobek, Drozdz, Dzieciolowski, Weiner, Zielinksi u. a.). Ihnen ist unter anderem eine Untersuchung der Verdaulichkeit des natürlichen Nahrungsangebots für Rehe zu verdanken (Tab. 2). Eisfeld hat seine Studien zum Eiweiß- und Energiebedarf von Rehen im Stoffwechselkäfig noch nicht abgeschlossen, aber eine Reihe von Ergebnissen publiziert (1974, 1975) und 1976 eine vorläufige Zusammenfassung vorgelegt. Nach seinen Ergebnissen (1975 b) sind Rehe in der Lage, durch Selektion geeigneter Pflanzenteile in freier Wildbahn auch in ungünstigen Jahreszeiten höhere Verdaulichkeiten zu erreichen, als sie von Drozdz und Osiecki (1973, 1975) gemessen wurden. Er fand im März eines milden Vorfrühlings nach einer von ihm entwickelten Methode Verdaulichkeiten von über 70 Prozent, im Februar bei fehlender Schneedecke noch über 60 Prozent. Er verglich den Rohproteingehalt der Futter-Trockensubstanz, gemessen an noch kaum verdauten großen Bestandteilen des Panseninhalts, und den des Kotes.

Tabelle 2

Verdaulichkeit (Prozent der Trockenmasse) von — durch Menschenhand vorselektierten — beliebten Nahrungspflanzen-Kombinationen (Drozdz und Osiecki 1973, 1975).

<table>
<tr><th>Monat</th><th>V</th><th>VI</th><th>VII</th><th>VIII</th><th>IX</th><th>X</th><th>XI</th><th>XII</th><th>I</th><th>II</th><th>III</th><th>IV</th></tr>
<tr><td>Maximum</td><td>87</td><td>72</td><td>63</td><td>—</td><td>60</td><td>60</td><td>45</td><td rowspan="2">42</td><td>48</td><td rowspan="2">43</td><td>52</td><td>44</td></tr>
<tr><td>Minimum</td><td>67</td><td>65</td><td>54</td><td>—</td><td>49</td><td>52</td><td>41</td><td>35</td><td>31</td><td>37</td></tr>
</table>

Die im Panseninhalt von Rehen gefundenen hohen Eiweißgehalte (z. B. Ute Brüggemann 1968) sowie die bemerkenswerten Hegeerfolge mit sehr eiweißreichem Futter (Vogt und Schmid 1950, A. und J. von Bayern 1975) führten zu der Ansicht, daß Rehe hohe Eiweißgaben zum Gedeihen benötigten. Eisfeld's Stoffwechseluntersuchungen beweisen jedoch, daß Rehe mit Eiweiß ebenso sparsam umgehen können wie andere Wiederkäuer auch. Die Eiweißversorgung ist also nicht der gesuchte Engpaß in der Ernährung freilebender Rehe. Das gilt nach Eisfeld's Erfahrungen offenbar auch für den Bedarf an vielen anderen Nährstoffen und Mineralien für den Aufbau der Körpersubstanz. Eiweißgehalt ist also nicht Ursache, sondern nur Indikator für hohen Wert von Pflanzenteilen für die Ernährung von Rehwild. Eisfeld (1974 c, 1975 c, 1976) konnte jedoch zeigen, daß der Gehalt an pro Zeiteinheit verwertbarer Energie bei einer Futtersubstanz der entscheidende Faktor für ihre Eignung als Nahrung ist. Damit ist ein Anschluß gefunden, zu den oben diskutierten Begriffen „Konzentratselektierer“ und „Verdaulichkeit“ (vergl. auch Golley und Buechner 1968).

Beim Wiederkäuer wird die Energieaufnahme durch das Fassungsvermögen des Pansens und durch die Verdaulichkeit der Nahrung begrenzt (Campling 1970, Drozdz und Osiecki 1973, van Soest 1975). Es ist sinnvoll, den „energetischen Wert“ einer Nahrung als den „pro Zeiteinheit für den Wiederkäuer erzielbaren Energiegewinn“ zu definieren. Eisfeld (1976) erklärt die wesentlichen Zusammenhänge knapp und klar, wenn er schreibt:

„Wenn bei sinkendem energetischem Wert oder steigendem Energiebedarf der Zustand erreicht ist, bei dem wegen maximaler Pansenfüllung der Futterverzehr nicht mehr gesteigert werden kann, endet das Vermögen des Wiederkäuers, die Energieaufnahme zu regulieren. Jede weitere Abnahme führt dann zu Energiemangel. Es liegt in diesem Fall Hunger bei gefülltem Pansen vor“ ... „Durch das Herausselektieren der hochwertigen Anteile vermindert sich die Qualität der verbleibenden Vegetation. Der energetische Wert der einer Rehpopulation zur Verfügung stehenden Nahrung nimmt daher mit steigender Rehdichte ab. — Als derart direkt dichteabhängiger Mortalitätsfaktor (Schwerdtfeger 1968) könnte Energiemangel regulierend auf die Rehdichte einwirken.“

Der Energiebedarf „zur Erhaltung“, d. h. um bei möglichst fehlender Bewegungsmöglichkeit kein Gewicht zu verlieren, ist im Stoffwechselkäfig bestimmbar. Er unterliegt ähnlich wie bei Weißwedelwild (Silver et al. 1971) auch beim Reh charakteristischen Schwankungen im Jahreslauf (Eisfeld 1974 c, 1976). Er ist im Winter deutlich geringer als im Sommer und zeigt somit sinnvolle physiologische Anspassungserscheinungen an begrenzte Ernährungsmöglichkeiten. Dies drückt sich auch im von Ende November bis Anfang März auf etwa zwei Drittel gegenüber dem Spätherbst oder Vorfrühling gedrosselten Trockenfutterverzehr der Rehgatter-Population aus (Ellenberg 1974 a, 1975). — Körperliche Bewegung und soziales Verhalten (das körperliche Bewegungen erfordert) erhöhen den Energiebedarf

jedoch erheblich (Tabelle 3). So ist es für die Beurteilung des Energiebedarfs in freier Wildbahn sinnvoll, den Versuchstieren möglichst normale Bewegungsmöglichkeiten zu lassen.

Tabelle 3

Energiebedarf a) von Weißwedelwild *(Odocoileus virginianus)* bei unterschiedlichen Tätigkeiten — nach MOEN (1973).

| | | | |
|---|---|---|---|
| liegend, ruhend | 100 % b) | langsam gehend (1 km/h) | 164 % |
| stehend | 110 % | dabei 100 m Aufstieg | 235 % |
| wiederkäuend | 126 % | spielend | 300 % |
| fressend | 159 % | flüchtend, rennend | 800 % |

a) Diese Werte sind gewichtsabhängig; die Prozentwerte steigen bei niedrigen und fallen bei höheren Gewichten. Sie gelten für ein Tier von 100 kg Gewicht. Für Rehe mit 15 bis 30 kg Lebendgewicht ist deshalb mit höheren prozentualen Differenzen zu rechnen als hier angegeben.

b) Entsprechend etwa 100 verdaulichen Kcal/kg KG.$^{0,75}$/d. Erläuterungen im Text.

Damit gewinnen die Energiebedarfsmessungen aus der „Rehfarm" einen gewissen Wert. Der Energiebedarf „zur Erhaltung" unter den in der Rehfarm gegebenen Bedingungen wird aus der Energieaufnahme und der Gewichtsänderung berechnet, nach Methoden, wie sie EISFELD (1974 c) angab. Er wird ausgedrückt in „verdaulichen Kilocalorien[6]) pro Kilogramm metabolisches Körpergewicht und pro Tag". Das metabolische Körpergewicht wird nach Angaben von KLEIBER (1967) aus dem Lebendgewicht, potenziert mit dem Exponenten 0,75, ermittelt. Der quantitativ geringe Energieanteil aus dem Verzehr von in der Rehfarm gebotenen kleinen Laubzweigen (B. 2.3) wird bei diesen Berechnungen vernachlässigt. — Die so ermittelten Werte sind wahrscheinlich, zumindest für bestimmte Jahreszeiten mit viel Aktivität, immer noch niedriger als für freilebende Rehe. Sie kommen den Freilandverhältnissen aber sicher näher als die von anderen Autoren unter Laborbedingungen gemessenen.

### 2.2 Messungen zur Nahrungsaufnahme und zum Energiebedarf[6]) von „Rehfarm"-Rehen

#### 2.2.1 Nahrungsaufnahme

Trotz konstanter Haltungsbedingungen und konstanter Futterzusammensetzung (B. 2.3) wird von Rehen im Jahreslauf unterschiedlich viel Nahrung pro Tag aufgenommen. Unter diesen Bedingungen darf aus verändertem Futterverzehr auf veränderten Nahrungsbedarf der Versuchstiere geschlossen werden (BLAXTER 1972, BRÜGGEMANN persönl. Mittlg. 1972). Die Abbildung 12 illustriert dies für zehn einzeln gehaltene erwachsene Rehböcke.

---

[6]) Es wird im Text und in den Abbildungen die bisher gebräuchliche Einheit (Kilo)Calorie verwendet. Seit 1. Januar 1978 ist die verbindliche Energieeinheit jedoch „Joule". — 1 Kcal = 4186 Joule.

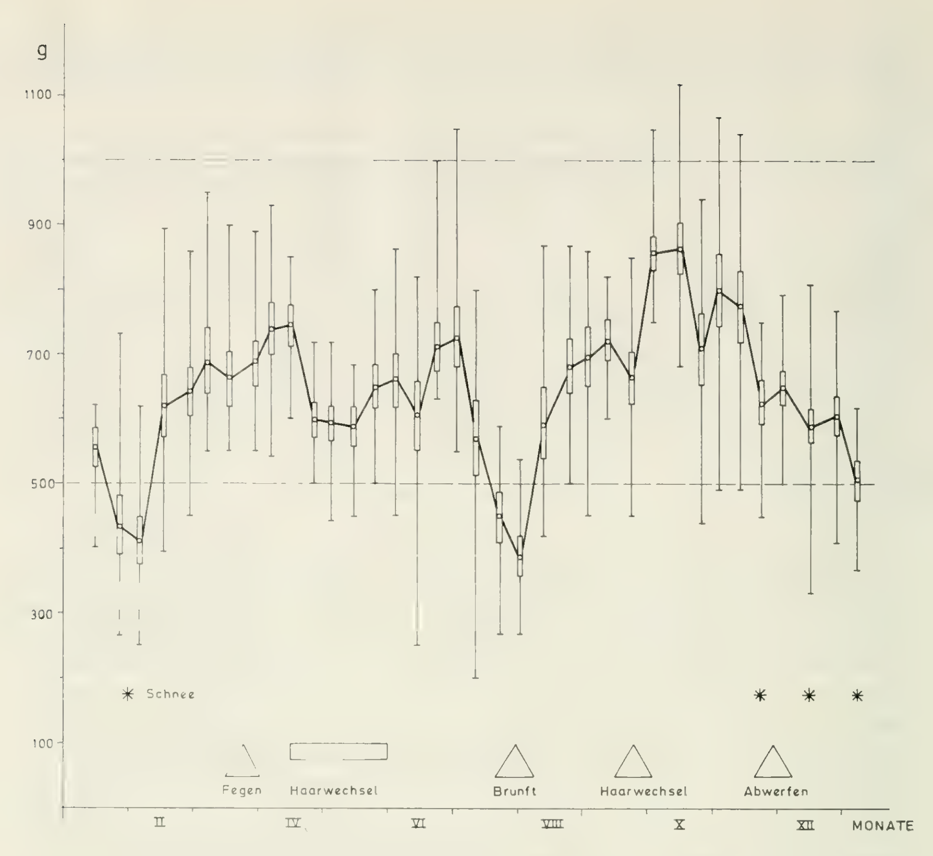



Abb. 12: Futteraufnahme (Gramm Kraftfutter pro Tier und Tag [79 % verdaulich, 87,5 % Trockensubstanz, 4,4 Kcal/g]) bei zehn drei- bis vierjährigen Rehböcken (32—44 Monate; durchschnittliches Lebendgewicht ca. 27 bis 29 kg [geschätzt]) in der Rehfarm.

Angegeben sind Mittelwert, Fehler des Mittelwerts und Extreme. Die Zusammensetzung des Futters ist in Kapitel B. 2.3 beschrieben.

Die durchschnittliche minimale Nahrungsaufnahme beträgt etwa die Hälfte der maximalen. Minima liegen im Winter, im Hochsommer und — weniger ausgeprägt — im Frühling. Besonders niedrig ist die Nahrungsaufnahme, wenn Schnee liegt, auch wenn es sich nur um wenige Millimeter handelt. Schnee dämpft beim Rehwild offenbar alle Aktivitäten. Bewegungen werden auf das nötige Minimum reduziert und erfolgen auffällig langsam und „energiesparend". Hinzuweisen ist auf die sehr geringe Nahrungsaufnahme zur Zeit intensiven Geweihschiebens im Januar und Anfang Februar.

Maxima der Nahrungsaufnahme liegen im Vorfrühling, Frühsommer und Herbst. Sie sind normalerweise mit Gewichtszunahme verbunden, wenn nicht spezielle Verhaltensweisen erhöhten Bewegungs- und damit Energieeinsatz erfordern, z. B. zur Zeit des „Fegens" der Bastgeweihe im März und zur Zeit ausgeprägten

Territorialverhaltens mit „Markieren", „Plätzen", „Schlagen", „Kämpfen" und „Hetzen", Ende April, Anfang Mai (Abb. 13, Abb. 17). — Zur Brunftzeit sind diese territorialen Aktivitäten mit sexuell motivierten, häufigen Ortsverschiebungen verbunden und bei beiden Geschlechtern überdies mit geringer Nahrungsaufnahme kombiniert. Das führt bis Ende Juli/Anfang August zu erheblichen Gewichtsabnahmen bei Böcken, die wochenlang Brunftverhalten zeigen. In Einzelfällen kann extremer Gewichtsverlsut wohl nicht mehr ausgeglichen werden und mag zum Tode führen, wie dies für einzelne Rehgatterböcke vermutet wird (Tab. Anhang 1). Bei Böcken wurden zwischen Anfang Juli und Mitte August in der Rehfarm Gewichtsabnahmen bis zu über 25 % des Ausgangsgewichtes festgestellt. Nach Schätzungen an Böcken aus freier Wildbahn und dem Rehgatter mögen solche Gewichtsabnahmen ausnahmsweise etwa 40 % betragen, ähnlich wie sie bei Durchfallerkrankungen mit tödlichem Ausgang gemessen wurden (5.2).

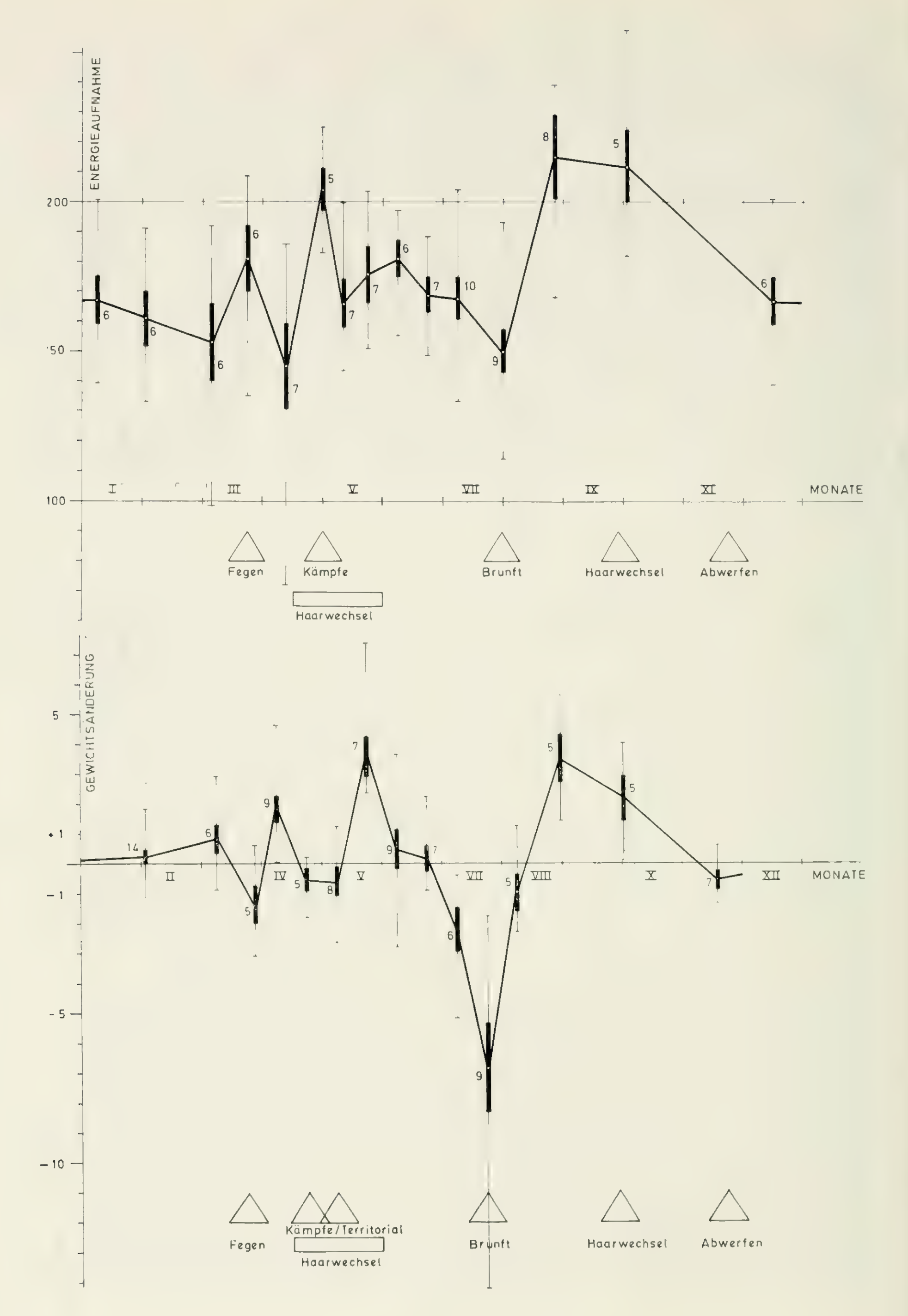
Auch bei Rehweibchen ist zur Brunft bei geringer Nahrungsaufnahme (Abb. 14 a) und erhöhter Beobachtbarkeit durch erhöhte Laufaktivität (vgl. Ozoga u. Verme 1975) eine merkliche Gewichtsabnahme nachzuweisen (Abb. 14 b). Sie dauert aber größenordnungsmäßig nur Tage, ist wahrscheinlich vor allem auf vorübergehend geringen Füllungsgrad von Pansen und Darm zurückzuführen (5. 3) und wird wohl nie lebensgefährlich.

### 2.2.2 Verwertung der Energie

Die Haltung in der Rehfarm, die relativ viel Bewegungsfreiheit und sozialen Kontakt gestattet, erhöht offenbar den für Fettansatz oder Wachstum benötigten zusätzlichen Energiebedarf über den Erhaltungsbedarf hinaus. Eisfeld (1976) fand bei seinen Rehen im Stoffwechselkäfig einen Energiebedarf von fünf zusätzlichen Kilocalorien pro Gramm Gewichtszunahme. Dieser Wert läßt sich bei einzelnen Tieren von ausgesprochen ruhigem Charakter, die häufig still im gewohnten „Versteck" lagern, im Herbst und Winter auch in der Rehfarm bestätigen. Nervöse Tiere benötigen jedoch in Zeiten hoher sozialer Spannungen und damit großer Bewegungsaktivität gut 20 bis 25 zusätzliche Kcal für ein Gramm Gewichtszunahme. „Normalwerte" als Mittel von 68 Einzelregressionen aus je mindestens 5 Werten aus der Rehfarm sind wohl in der Nähe von 10 bis 11 Kilocalorien pro Gramm Zunahme zu suchen. Dieser Wert deckt sich etwa mit den von Blaxter (1962) für frei weidende Schafe bzw. von Kielanowski (1965) für ziehende Vögel angegebenen von je etwa 9 Kcal/g. Beim Abbau von Fettreserven werden dagegen pro Gramm nur ca. 7 Kcal wieder für den Organismus verfügbar (z. B. King, 1961).

Der höchste zusätzliche Energiebedarf für Gewichtszunahme ergab sich in der Rehfarm bei Weibchengruppen im Frühjahr und Sommer, besonders wenn in der Nachbarbox Kitze aufgezogen wurden, zu denen die betrachteten Geißen nicht gelangen, die sie aber wohl riechen, hören und in einigen Fällen auch sehen konnten. Auch in Bockgruppen während der Tage mit sozialen Auseinandersetzungen treten solche Werte auf, oder bei leicht erregbaren „territorialen" Böcken. Böcke haben eine mit dem vorliegenden Material statistisch nicht sicherbare, um sechs bis sieben Prozent schlechtere Energieausnutzung als Rehweibchen. Dieser Unterschied findet aber seine Entsprechung in der geringeren Beobachtbarkeit (Ellenberg, 1974a, 1975) und in der Gewichtsentwicklung (5.3) von Geißen im Vergleich zu Böcken.

Statistisch zu sichern (Ellenberg 1977 b) sind jedoch die Unterschiede von knapp 30 Prozent in der Verwertung der aufgenommenen Energie bei jungen und älteren


ENERGIEAUFNAHME
200
150
100
MONATE
Fegen
Kämpfe
Haarwechsel
Brunft
Haarwechsel
Abwerfen
GEWICHTSÄNDERUNG
5
+1
-1
-5
-10
MONATE
Fegen
Kämpfe/Territorial
Haarwechsel
Brunft
Haarwechsel
Abwerfen

Rehen. Die Jungen sind meist bewegungsfreudiger als die Älteren. Überdies wachsen sie noch körperlich, wofür ebenfalls Energie aufgebraucht werden muß, außer der für den bloßen Fettansatz (SCHULZ et. al. 1974). — Ein Teil dieser Unterschiede mag auch auf die Haltungsbedingungen zurückzuführen sein: Fast alle Jungtiere wurden in der Rehfarm in Gruppen gehalten, zum Teil unter sich, zum Teil mit ihren Müttern. Ausgewachsene Rehe benötigen aber in Einzelhaltung für dieselbe Gewichtszunahme knapp 20 Prozent weniger Energie als in Gruppen von zwei und mehr Tieren.

Es wäre wohl unzulässig, die erwähnten Unterschiede zwischen Gruppen- und Einzelhaltung ausschließlich mit mehr oder weniger viel „Bewegung" erklären zu wollen, zumal letztere nicht ausreichend und nicht häufig genug gemessen worden ist. Zwar erfordert der soziale Kontakt in der Gruppe auch unter normalen Bedingungen höhere Bewegungsaktivität als bei Einzeltieren: Wenn ein Tier aufsteht, folgen meist die übrigen bald, auch wenn die eigene Ruhepause noch nicht abgeschlossen ist; normale soziale Interaktionen erfordern Bewegungen und Aufmerksamkeit, usw. (vgl. ZEEB 1972). Wann jedoch die Verhältnisse nicht mehr „normal" sind, läßt sich an Rehgruppen nicht so leicht definieren und überwachen, wie an den in Erregung die Schwanzhaare auffällig sträubenden Tupaias *(Tupaia belangeri)*, an denen VON HOLST (1969, 1973) seine anregenden Untersuchungen durchführte. — Der mögliche Einfluß von „sozialem Streß" auf den Energiebedarf von Rehen in Gruppenhaltung sei deshalb hier zwar erwähnt, aber nicht weiter diskutiert. Vom Verfasser wird ihm — von Ausnahmefällen abgesehen — keine große Bedeutung beigemessen, da meist nach wenigen Stunden oder Tagen in den Rehgruppen nach Kämpfen und anderen sozialen Auseinandersetzungen, zumindest äußerlich wieder Ruhe einkehrte[7]). Es wurden klare Rangordnungen ausgebildet und der Futterverzehr sank wieder auf gewohnte Werte.

### 2.2.3 Energiebedarf zur Erhaltung

Der Verlauf von Energieaufnahme und Gewichtsänderung im Jahreslauf ist für männliche und weibliche Farmrehe in den Abbildungen 13 und 14 veranschaulicht. Aus Wertepaaren für Gewichtsänderung und Energieaufnahme läßt sich auch für Einzeltiere mit Hilfe der mittleren Energieansatzwerte (s. o.) zu jedem beliebigen Wertepaar der „Energiebedarf zur Erhaltung" (= Gewichtsänderung „Null") an-

---

Abb. 13: Energieaufnahme (oben: verdauliche Kcal) und Gewichtsänderung (unten: ± g), jeweils pro Kilogramm „metabolisches Körpergewicht" (siehe Text) und pro Tag, bei über 19 Monate alten Rehböcken in der Rehfarm. Mittelwerte über jeweils mindestens acht Tage.

Während die Geweihe im März „gefegt" und die „Territorien" Anfang Mai markiert und verteidigt werden, verlieren die Böcke trotz hoher Nahrungsaufnahme Gewicht. Umgekehrt nehmen sie trotz geringer Nahrungsaufnahme im April bei ruhigem Sozialverhalten an Gewicht zu. Weitere Erläuterungen im Text.

---

[7]) So war es z. B. möglich, zwei trächtige, bzw. „führende" Geißen in einer Farm-Box mit ihren Kitzen in einer großen Gruppe zusammen zu halten. Die zweite Geiß gebar ein lebendes und ein totes Kitz (vgl. NAAKTGEBOREN und BONTEKOE 1974). Anschließend wurden aber die drei Kitze von den zwei Geißen „ohne Ansehen der Person" gemeinsam und gut aufgezogen. — Ebenso war es möglich, sieben Jährlinge bis Ende Juli und drei Jahre später drei Böcke bis ins Alter von zweieinhalb Jahren gemeinsam zu halten.

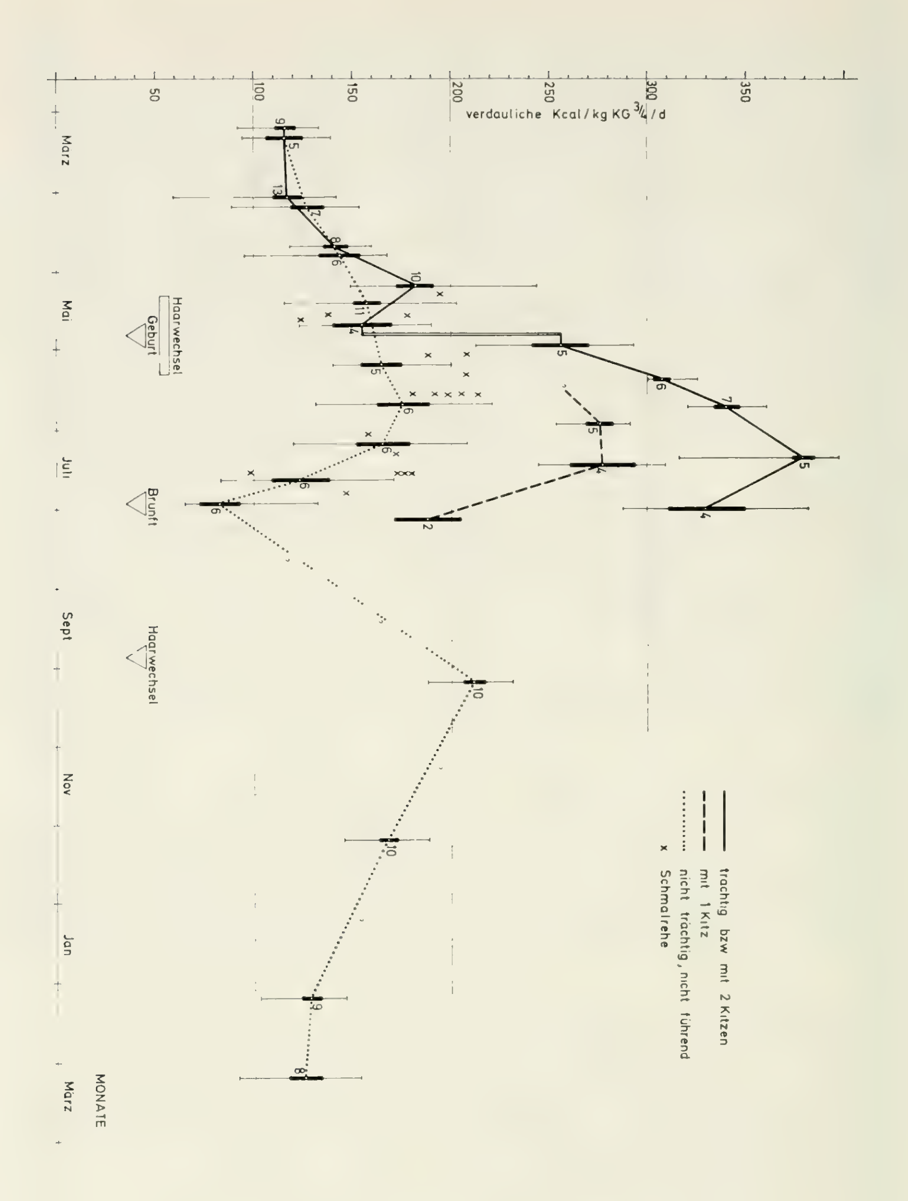



Abb. 14 a: Energieaufnahme bei weiblichen Rehen in der Rehfarm (Einheiten wie bei Abb. 13). — Achtung, die Zeitachse beginnt mit dem Monat März! Die Herbstwerte sind wahrscheinlich zu hoch. Es handelt sich hier um noch wachsende, erstmals trächtige Tiere in mehreren kleinen Gruppen.

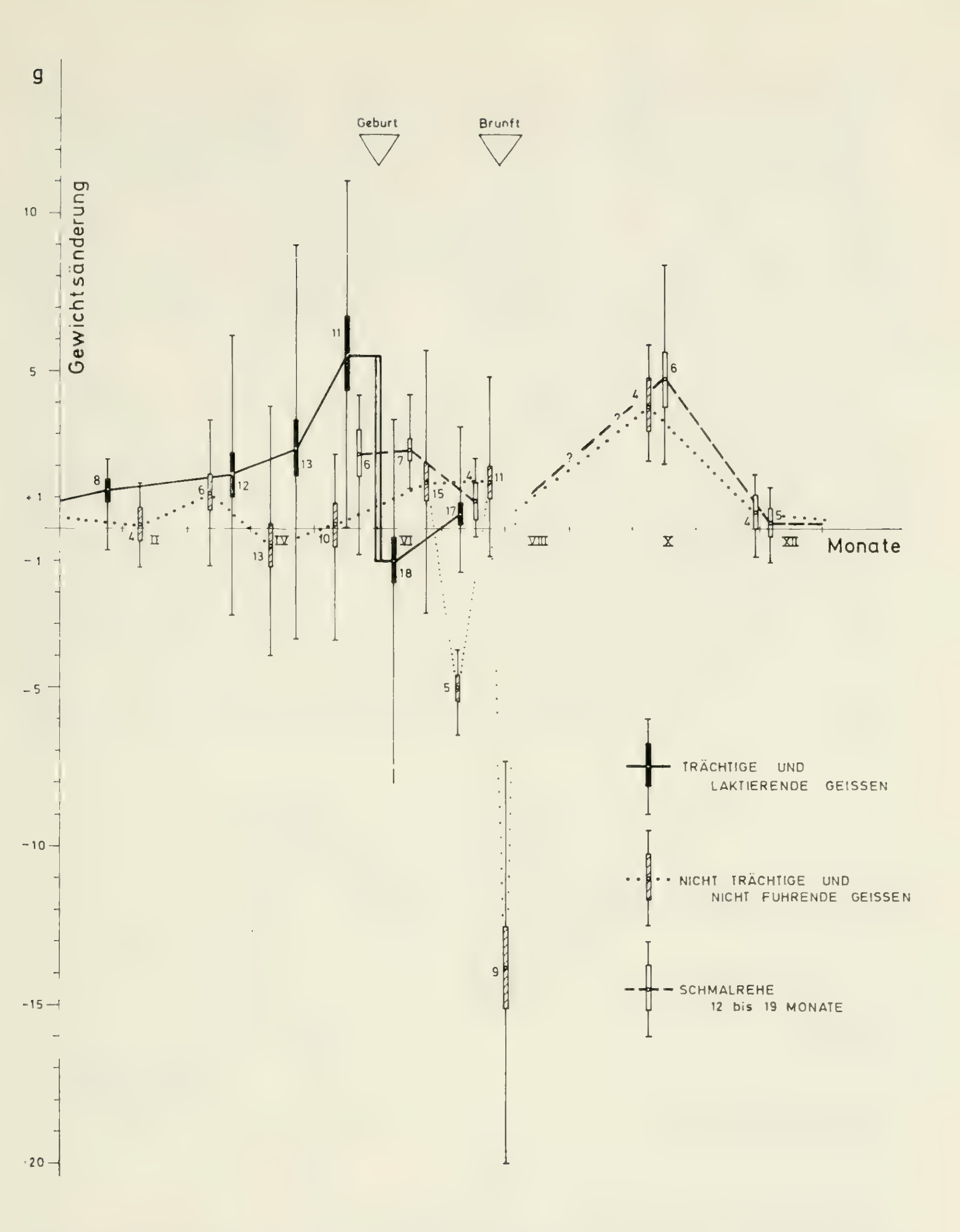



Abb. 14 b: Gewichtsänderung bei weiblichen Rehen in der Rehfarm. — Erst wenige Wochen vor der Geburt steigt die Nahrungsaufnahme trächtiger Geißen deutlich an. Auch Ihr Gewicht nimmt erst dann deutlich zu. Laktierende Geißen müssen — proportional zur Zahl ihrer Kitze — sehr viel fressen. Die höchste Nahrungsaufnahme ist kurz vor der Brunft (Gramm/kg Körpergewicht $^{0,75}$/Tag).

nähernd berechnen (Eisfeld 1974 c). Dies ist für zwei Beispiele in Abb. 15 geschehen. Zeiten mit Fettansatz und Depotabbau wechseln im Laufe des Jahres miteinander ab. Diese Phasen stimmen bei beiden Böcken zeitlich weitgehend überein (Abb. 15). Auffällige Unterschiede bestehen jedoch im Bedarfsniveau und in der Amplitude der Bedarfsschwankungen, vor allem im Frühjahr, Sommer und Herbst.

Es handelt sich um zwei vierjährige Wildfangböcke, die, seit dem Ende ihres ersten Lebenswinters gut eingewöhnt, in der Rehfarm leben. Nr. 8 ist, seit wir ihn kennen, feingliedrig, „sensibel", sehr leicht zu erregen. Er legt sich meistens so nieder, daß er beobachten kann, was rundum vor sich geht. Nr. 10 ist eher schwer gebaut, „dickfellig" und nicht leicht zu erregen. Er zieht sich häufig in ein sichtdichtes Versteck zurück. Ergänzend sei mitgeteilt, daß Bock „8" über Bock „10" dominant war, als sie im Jährlingsalter einige Monate gemeinsam gehalten worden waren.

So scheinen die unterschiedlichen Energiebedarfs-Niveaux und -Amplituden durch die unterschiedlichen Charaktere beider Böcke erklärbar. Ähnliche Unterschiede, bezüglich des Charakters wie des Energiebedarfs, gibt es auch bei weiblichen Rehen. Die Kurven werden bei ihnen jedoch zusätzlich durch Trächtigkeit und Laktation kompliziert und damit schwer überschaubar.

Der Vergleich mit den Daten anderer Autoren zum Energiebedarf „zur Erhaltung" von Rehen unter verschiedenen Bedingungen (Drozdz u. Osiecki 1973, Drozdz et al. 1975, Weiner 1975) sichert die in den Abbildungen mitgeteilten Ergebnisse an einigen Punkten ab (Tab. 4). Am größten sind die Übereinstimmungen beim Energiebedarf im Winter (vgl. auch Ueckermann 1971, Eisfeld 1974 c, 1976). Dies macht deutlich, daß Rehe im Winter tatsächlich nahe am Erhaltungsbedarf leben, obwohl ihnen unter den experimentellen Bedingungen beliebig viel Futter zugänglich war.

Tabelle 4

Vergleich des Energiebedarfs „zur Erhaltung" bei Rehen (verdauliche Kcal/kg KG $^{0,75}$/d)

| Zeit/Verhalten | Drozdz 1975 | Weiner 1975 | Eisfeld 1976 | diese Arbeit | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|
| Winter | | | | | |
| ruhendes Tier | 108 | | 103 | 106[1]) | [1]) vier sehr ruhige trächtige Geißen |
| normal bewegliche Tiere | 164 | 150 | | 145—159 | |
| Frühjahrshaarwechsel (ca. 10 °C) | 145 | | | ca. 140 | |
| Sommer | | | | | |
| ruhendes Tier (Juni) | | | 136 | 135[2]) | [2]) Minimalwert |
| normal bewegliche Tiere (Anfang Juli) | 175 | 185 | | ♂ 189<br>♀ 168 | |
| laktierende Geiß (Mitte Juli) | | 340 | | 372 | |
| Herbst (Fettansatz) | | | | | |
| ruhendes Tier | | | 136 | 153[3]) | [3]) Minimalwert |
| normal bewegliche Tiere | | 177 | | 165—188 | |

Anmerkung: Nur im Herbst scheinen die in der „Rehfarm" gemessenen Bedarfswerte deutlich abzuweichen.




Abb. 15: Energieaufnahme und berechneter „Energiebedarf zur Erhaltung“ (siehe Text) bei zwei Böcken mit unterschiedlichem Charakter in der Rehfarm. — Zeiten mit Energieansatz, hauptsächlich als Fett, und mit Depotabbau wechseln einander ab. Die Phasen liegen bei beiden Böcken zeitlich etwa gleich. Aber die relativen Amplituden unterscheiden sich erheblich.

Einige Angaben über den Erhaltungsbedarf anderer Wild-Wiederkäuer im Winter mögen den Vergleich ergänzen: Zur Aufrechterhaltung des Basalmetabolismus, bei dem der Energieaufwand für die Verdauung nicht berücksichtigt wird, benötigen Weißwedelhirsch *(Odocoileus virginianus)* 97, Rothirsch *(Cervus elaphus)* 90, Gabelantilope *(Antilocapra americana)* 92 verdauliche Kcal/kg $KG^{0,75}$/d (nach Angaben von SILVER et al. 1969, BROCKWAY a. MALOIY 1967 und ESLEY et al. 1970). — Wenn man mit DROZDZ et al. (1975) für die Verdauungsvorgänge beim Reh ca. 13 Prozent des „Erhaltungsbedarfs" bei normaler Stallhaltung unterstellt, fügt sich der Basalmetabolismus des Rehs *(Capreolus capreolus)* nach den Daten der Tabelle 4 mit 90 bis 94 verdaulichen Kcal/kg $KG^{0,75}$/d zwanglos in die Reihe der oben angegebenen Werte.

Alle diese Daten zum Erhaltungsbedarf liegen deutlich über dem interspezifischen Mittel von 70 verdaulichen Kilocalorien pro Kilogramm „metabolisches Körpergewicht" pro Tag (KLEIBER 1967). Das ist wohl vor allem auf die Natur des Wiederkäuers zurückzuführen, der nicht nur sich selbst, sondern auch die Pansenbakterien und -protozoen ernähren muß. Die genannten Daten sind jedoch auch höher als die von KLEIBER für Hauswiederkäuer (größenordnungsmäßig 80 Kcal/kgKG/d) angegebenen Werte. Dies liegt wahrscheinlich an dem Umstand, daß bei Hauswiederkäuern im Zuge der Domestikation die ruhigen Tiere mit einem „Ansatz"-Stoffwechsel gegenüber den nervösen Tieren mit einem „Umsatz"-Stoffwechsel bewußt oder unbewußt bevorzugt worden sind (HERRE und RÖHRS 1973), ist also wahrscheinlich ein Ergebnis der Zuchtwahl.

### 2.2.4 Aspekte von Energieaufnahme und -bedarf bei weiblichen Rehen

Bei weiblichen Rehen entspricht die Energieaufnahme im Spätwinter und Vorfrühling im Gegensatz zu Böcken offenbar weitgehend dem Erhaltungsbedarf. Trotz stetiger geringer Gewichtszunahme weicht die Nahrungsaufnahme trächtiger Geißen von derjenigen nicht trächtiger Weibchen kaum ab. In diesem geringen Energiebedarf findet die geringe Beobachtbarkeit (ELLENBERG 1974 a. d. 1977 b) weiblicher Rehe im Frühjahr wohl eine teilweise Erklärung. Böcke dagegen sind in dieser Zeit „getrieben", Territorien zu markieren und sich mit anderen Böcken auseinanderzusetzen (3.1.1). Viel Bewegung, hoher Energiebedarf und bessere Beobachtbarkeit sind die Folge.

Auch bei nicht trächtigen, nicht führenden Geißen ist der Energiebedarf „zur Erhaltung" im Sommer etwa 50 Prozent größer als im Winter. Insgesamt bleibt er aber zu fast allen Jahreszeiten kleiner als bei Böcken (Tabelle 5).

Bei trächtigen Rehweibchen steigert sich die Energieaufnahme (bezogen auf das metabolische Einheitsgewicht) im Vergleich zu derjenigen nicht trächtiger Geißen erst etwa vier bis zwei Wochen vor der Geburt (Abb. 14 a). Dies fällt zeitlich mit dem Austreiben vieler Laubbäume und der Ausbildung grüner Teppiche von Frühjahrsgeophyten in Laubwäldern zusammen (C. 6.6.3.3). — Kurz vor der Geburt geht die Nahrungsaufnahme nochmals etwas zurück, ein Verhalten, das auch bei anderen Wiederkäuern gefunden und in der Ernährung trächtiger Hauswiederkäuer routinemäßig berücksichtigt wird (WIESNER 1972).

Tabelle 5

Energiebedarf zur Erhaltung bei Rehböcken und bei nicht trächtigen, nicht führenden Geißen (verdauliche Kcal/kg KG $^{0,75}$/d)

| Böcke | Geißen | Böcke in % von Geißen | Zeit / Tätigkeit |
|---|---|---|---|
| 159 | 128 | 124 | Dezember—Februar |
| 145 | 110 | 132 | Anfang März |
| 127 | 131 | 97 | Anfang April (Böcke ruhig) |
| 195 | | | Böcke Fegen (Ende März) |
| 210 | | | Böcke „territorial“ (Anfang Mai) |
| 135 | 143 | 94 | Ende April/Mai (Böcke ruhig) |
| 176 | 150 | 117 | Anfang Juni |
| 168 | 160 | 105 | Ende Juni |
| 190 | 150 | 127 | Anfang Juli |
| 218 | 221 | 99 | Brunft |
| | 173 | | 1. Brunft bei Geißen |
| 190 | 171 | 111 | September/Oktober |
| 173 | 162 | 107 | November/Dezember |
| | | $113 \pm 4$ | Mittel |

Anmerkung: Zur Brunft wurden die „gemessenen“ Böcke und Geißen einzeln gehalten.

Tabelle 6

Energiebedarf zur Erhaltung bei reproduzierenden und bei nicht reproduzierenden erwachsenen Rehgeißen

| Reproduzierende Geißen | nicht reproduzierende Geißen | reproduzierende Geißen in % der nicht reproduzierenden Geißen | Zeitraum |
|---|---|---|---|
| 114 | 128 | 89 | Januar/Februar |
| 99 | 110 | 90 | Anfang März |
| 97 | 131 | 74 | Anfang April |
| 126 | 156 | 81 | Anfang Mai |
| 100 | | 67 | kurz vor Geburt |
| 266 | | 177 | kurz nach Geburt |
| 316 | 150 | 210 | Anfang Juni |
| 340 | 160 | 212 | Ende Juni |
| 372 | 150 | 248 | Mitte Juli |
| 470 | 221 | 212 | Brunft |

Der auf je ein Kilogramm metabolisches Körpergewicht bezogene Energiebedarf „zur Erhaltung" trächtiger Weibchen bleibt auch im Frühjahr deutlich unter dem der nicht trächtigen. Selbst wenn die Werte bei trächtigen Weibchen um ca. 5 bis 7 Prozent erhöht werden, um den Einfluß des nicht stoffwechselaktiven Fruchtwassers zu kompensieren, bleiben die Unterschiede vorhanden (Tab. 6). Der reduzierte Bedarf trächtiger Geißen ist mit großer Wahrscheinlichkeit zum überwiegenden Teil auf geringere Bewegungsaktivität zurückzuführen. — Während der Säugezeit erhöht sich jedoch der Bedarf laktierender Geißen naturgemäß und erreicht Werte, die im Mittel bis zu 150 Prozent über denen nicht laktierender Weibchen liegen (Mitte Juli). Der Stoffwechsel laktierender Geißen ist somit am Ende der Säugezeit besonders stark beansprucht.

Geißen drosseln ihre Nahrungsaufnahme proportional, wenn sie eines von zwei Kitzen verlieren oder wenn man ihnen eines wegnimmt. Und sie erhöhen sie wieder, wenn man das Kitz nach einigen Tagen zurückgibt (Tab. 7). Das heißt: bei der Laktation regulieren die Geißen ihre Nahrungsaufnahme nach der Beanspruchung der Milchquelle. Damit können Kitze durch entsprechend ausgiebiges Saugen den Milchfluß bis zu einem gewissen Grade beeinflussen. — Hier setzt jedoch die Pansenkapazität der Rehmutter die Obergrenze: mehr als etwa 400 verdauliche Kcal pro Kilogramm metabolisches Körpergewicht und Tag können unsere Farmgeißen bei dem gebotenen Futter offenbar nicht verarbeiten. Das entspricht einer Aufnahme von ca. 115 g Trockenfutter, mit dem dazu getrunkenen Wasser ca. 275 g Frischgewicht pro metabolisches Einheitsgewicht und Tag, bzw. 2800 g Frischgewicht pro Tag bei einem 20-kg-Reh, 3100 bei einem 25-kg-Reh. — Diese Werte sind vergleichbar mit den selbst ermittelten maximalen Panseninhaltsgewichten bei freilebenden und bei Gehegerehen und mit einigen Literaturangaben (Bubenik 1959, Felber 1968, Feustel 1967, Drescher-Kaden 1975). Man darf hierbei aber nicht übersehen, daß die gemessene momentane Pansenfüllung nicht der im Laufe von 24 Stunden aufgenommenen Nahrungsmenge entspricht.

Tabelle 7

Energieaufnahme zur Laktation (Rehfarm)

| | Ende Juni/Anf. Juli Energieaufnahme [a] | Verhältnis | Differenz [a] |
|---|---|---|---|
| nichtführende Geißen | 170 | 1.00 | — |
| führende Geißen 1 Kitz | 275 | 1.62 | 105 |
| führende Geißen 2 Kitze | 370 | 2.18 | 95 |

[a] Verdauliche Kcal/kg KG $^{0,75}$/d

Bei zunehmendem absoluten Energiebedarf der wachsenden Kitze und abnehmender Verdaulichkeit der Nahrung wegen Verholzung und anderer physiologischer Prozesse in den Pflanzen mit fortschreitender Jahreszeit (vgl. Tab. 2) sind der Milchproduktion unter Umständen quantitative Grenzen gesetzt, vor allem in schlecht geeigneten oder in von Rehen überbesetzten Biotopen. Geringes Wachstum des

Milchkitzes und Überbeanspruchung der Mutter, die dann eigene Körpersubstanz katabolisiert, um den Milchbedarf zu befriedigen, können gegen Ende der Säugezeit die Folge sein.

Unter solchen Begrenzungen wird es offenbar für das Kitz „ökonomischer", möglichst früh selbst Pflanzen zu fressen und von der Muttermilch unabhängig zu werden. Denn ein Säugling entspricht physiologisch einem Parasiten und in der Nahrungskette energetisch sogar einem „Raubtier zweiten Grades": es „frißt" nicht den Pflanzenfresser selbst, sondern dessen Produkte. Auf jeder dieser Trophie-Ebenen geht Energie verloren. — So beobachtet man bei einzelnen Weibchen in schlechter Konstitution, ebenso wie auch bei Populationen in ungünstiger oder überlasteter Umwelt, ein relativ frühes Versiegen der Milchquelle, während in günstigen Fällen Kitze noch zu Winterbeginn gelegentlich gesäugt werden können (vgl. entsprechende Beobachtungen bei Geist 1971, Raesfeld 1970, u. a.).

Andererseits entwickeln sich Kitze in eigener ontogenetischer Dynamik auch anatomisch zwischen etwa der 6. und 10. Lebenswoche vom Säugling zum „Fresser", der wegen der gewachsenen Kapazität seines Pansens auf Muttermilch nicht mehr angewiesen ist. Dies zeigen viele Beobachtungen bei der künstlichen Aufzucht von Rehkitzen (Drescher-Kaden et al. 1972, Massl 1973, Kurt 1970, Espmark 1969, u. a.) ebenso wie das Überleben von zwei im Rehgatter markierten Kitzen, die im Alter von neun Wochen ihre Mutter durch Unfall am 18. Juli verloren und im Dezember mit 15,7 (männlich) bzw. 13,3 (weiblich) kg etwa durchschnittliche Lebendgewichte erreichten[8].

Tabelle 8

Mittlerer Energiebedarf „zur Erhaltung" und individuelle Abweichungen bei 7 bis 9 einzeln gehaltenen Rehweibchen ($\geq$ 16 Monate alt) in der Rehfarm 1975/76 (verdauliche Kcal/kg KG $^{0,75}$/d).

| Gruppe, Zeit | Mittel | Maximum | Minimum |
|---|---|---|---|
| | | (in Prozent des Mittels) | |
| Nicht führende Geißen: | | | |
| September/Oktober | 156 | + 20 | — 15 |
| November/Dezember | 157 | + 19 | — 12 |
| Trächtige Geißen: | | | |
| Januar/Februar | 113 | + 28 | — 11 |
| Anfang März | 106 | + 23 | — 20 |
| Ende März | 114 | + 18 | — 35 |
| Anfang April | 118 | + 52 | — 33 |
| Ende April | 125 | + 32 | — 46 |
| Mitte Mai | 128 | + 26 | — 37 |
| laktierende Geißen | | | |
| mit zwei Kitzen: | 280 | + 19 | — 10 |
| Ende Mai/Anfang Juni | 328 | + 10 | — 8 |
| Mitte Juni | 372 | + 10 | — 12 |
| Anfang bis Mitte Juli | | | |
| Brunft | 425 | + 3 | — 3 |

[8]) Von diesen beiden Kitzen wird noch mehrfach die Rede sein.

### 2.2.5 Individuelle Unterschiede im Energiebedarf

Bereits an mehreren Stellen wurde auf die erheblichen Unterschiede bezüglich der individuellen Energieaufnahme und des individuellen Energiebedarfs einzelner Rehe im gleichen Meßzeitraum hingewiesen (z. B. Abb. 15). Wesentliche Ursachen dieser Differenzen sind wohl vor allem individuell verschiedene Erregbarkeit und Bewegungsintensität, sowie Phasenverschiebungen der individuellen Jahreszyklen um mehrere Wochen. Alle drei Parameter haben wahrscheinlich eine genetische Grundlage, an der Selektion angreifen kann.

Das Ausmaß dieser individuellen Unterschiede umfaßt je nach Jahreszeit Abweichungen von ca. 10 % bis zu ca. 50 % vom Mittel. Sie sind am größten im Vorfrühling (Tab. 8). Angesichts des in freier Natur zu dieser Jahreszeit noch begrenzten — oder doch erst stellenweise reichlich vorhandenen — Nahrungsangebots eignet sich diese Jahreszeit besonders für das Wirken natürlicher Zuchtwahl (5.4, 6.3.2). Mit der Zeit können sich auf diese Weise lokal angepaßte Populationen herausbilden. Für Böcke sind die Unterschiede im individuellen Energiebedarf aus den Abbildungen 12, 13 und 15 zu entnehmen. Sie bewegen sich in derselben Größenordnung wie bei Geißen.

Die großen Abweichungen erschweren die Verwendung von Mittelwerten. Bedarfsabschätzungen für freilebende Populationen werden deshalb nur in groben Zügen möglich (4.3.3). — Doch spiegelt sich die angespannte Stoffwechsellage laktierender Geißen mit zwei Kitzen in den relativ geringen Schwankungen ihres individuellen Energiebedarfs.

Festzuhalten bleibt, daß am Beginn der Brunftzeit durch abnehmende Verdaulichkeit der Nahrung und infolge der hohen Beanspruchung durch die saugenden Kitze die Rehmutter in eine kritische Ernährungssituation geraten kann. Wie sich zeigen wird, erlangt diese Situation besondere Bedeutung für die Ovulationsraten (6.4) und für die Geschlechterverhältnisse der kommenden Kitzgeneration (6.5). Sie wirkt sich dadurch wesentlich auf die Populationsdynamik aus. So wird es möglich, daß Rehe unter entsprechenden Bedingungen auch im Sommer, und möglicherweise noch zu anderen Jahreszeiten, „bei gefülltem Pansen hungern“ (Eisfeld 1976, s. o.). Todesfälle infolge Energiemangels trotz gefüllten Pansens, wie sie als Spätwintermortalität in der Bevölkerung und in Jägerkreisen gut bekannt sind, sind im Sommer aber wohl nur ausnahmsweise möglich.

Vielleicht müssen einzelne im Rehgatter Ende Juli verschollene Jährlinge hier eingeordnet werden. Sie fielen bei den letzten Beobachtungen durch sehr schlechte Kondition auf und bewohnten nur sehr kleine Räume in kaum als Rehbiotop geeigneten „Angstnischen“. Falls die Vermutung zutrifft, führte hier „sozialer Streß“ indirekt zu Todesfällen. Er wäre induziert durch das zu Beginn der Brunft erneut auflebende Territorialverhalten der Platzböcke (3.1.1).

Erhöhter Energiebedarf der Jährlinge — in der Rehfarm wurden in Streitsituationen Mitte Juli immerhin als Durchschnitt für sieben Tage über 220 verdauliche Kcal/kgKG$^{0,75}$/d als Erhaltungsbedarf gemessen — ist ohne Zugang zu den Futterautomaten in der „Angstnische“ kaum zu befriedigen. Die sowieso schon schwache Kondition der erwähnten Jährlinge ist keine Grundlage für ein Überdauern auch nur über wenige Wochen. — Der „Streß“-Tod durch Nierenversagen, wie er von von Holst (1969, 1973) für unterlegene Tupaia-Männchen nachgewiesen wurde, darf aber hier wahrscheinlich ausgeschlossen werden, weil in der Rehfarm unterlegene Böcke in der Gruppe trotz extremer Omega-Position überlebten.

3. Verhalten in Beziehung zum Energiebedarf

Bei männlichen und weiblichen Rehen schwankt mithin der Energiebedarf im Jahreslauf auch unter den konstanten Haltungsbedingungen in der Rehfarm. Dieser Befund legt es nahe, zeitliche Änderungen des Energiebedarfs vorwiegend als physiologische Anpassungen zu interpretieren. Solche Anpassungen sind z. B. die oben dargestellte Drosselung der Nahrungsaufnahme und des Energiebedarfs, die Ausbildung eines ausgezeichnet isolierenden Winterfells (MOEN 1973, DROZDZ et al. 1975), die stark eingeschränkte Bewegungsfreude und das Minimum an kräftezehrenden sozialen Auseinandersetzungen im Winter (Abb. 16). Mit den sozialen Auseinandersetzungen, die viel Bewegung und Energie erfordern, beschäftigt sich dieses Kapitel.

Der Bedarf an Erhaltungsenergie steigt bis zum Juli auch bei Böcken ähnlich langsam an wie bei nicht trächtigen Geißen. Dies konnte EISFELD (1974 c) an isolierten Böcken im Stoffwechselkäfig zeigen. — In der Rehfarm wird die Kurve des Energiebedarfs für Böcke jedoch auffällig modifiziert. In Gruppenhaltung treten vom Zeitpunkt des Verknöcherns der Bastgeweihe, etwa von Mitte Februar an, soziale Auseinandersetzungen auf. Einzeln gehaltene Böcke suchen den Kontakt zu Nachbarn und nagen zu diesem Zweck sogar hölzerne Trennwände auf. „Territorien" werden markiert und verteidigt. All dies ist mit dem Einsatz von viel Bewegungsenergie verbunden. Einige Wochen nach dem „Fegen" der Bastgeweihe werden diese Verhaltensweisen jedoch mehr oder weniger deutlich reduziert: die Territorien „stehen", man kann sie nun mit relativ geringem Aufwand an Markierungshandlungen aufrechterhalten. Damit sinkt auch der Energieaufwand.

Die Energieaufnahme steigt erst wieder in den Sommerwochen vor der Brunft, aber ohne deutlichen Zusammenhang mit sozialen Auseinandersetzungen oder viel Bewegung. Es können nun Fettdepots angelegt werden, die von Bedeutung sind für das Überstehen der Brunftzeit mit ihrem erheblichen körperlichen Einsatz, vor allem beim Fährtensuchen, „Hetzen", „Treiben", Verjagen von Rivalen usw. Neben alldem wird die eigene Nahrungsaufnahme in der Brunftzeit stark vernachläßigt (Abb. 13).

Nach Ende der Brunft bewegen sich jedoch Böcke offenbar nur noch, wenn es unbedingt nötig ist, und zwar langsam und energiesparend. So können die leeren Depots bis zum Winterbeginn wieder mit Fettreserven aufgefüllt werden. Zum Herbstende läßt sich noch einmal für kurze Zeit eine, gemessen am Energiebedarf zur Erhaltung, verringerte Nahrungsaufnahme feststellen. Dies könnte mit der häufig erwähnten „Nachbrunft" (z. B. RAESFELD 1970) zusammenhängen. Dazu will das Abwerfen der Geweihe zwar nicht so recht passen (vgl. Abb. 15), wohl aber die im Rehgatter und in freier Wildbahn festgestellte deutlich erhöhte Beobachtbarkeit, die ihrerseits auf vermehrtes Umherlaufen hinweist. — Bei Geißen zeigte sich in der Rehfarm dagegen keine derartige Depression der Energieaufnahme, wohl aber im Rehgatter ebenfalls eine erhöhte Beobachtbarkeit.

Das Verhalten der Rehe, insbesondere ihr soziales Verhalten, kann also den Energiebedarf von Einzeltieren erheblich beeinflussen. Dies gilt wohl auch für Populationen und Teilpopulationen. BARTH et al. (1976) haben bei Rehböcken, in Gehegehaltung unter ähnlichen Bedingungen wie in der Rehfarm, einen Jahresgang des Testosteronspiegels im peripheren Blut nachweisen können, der dem soeben skizzierten und unten quantitativ dargestellten Jahresgang des Territorialverhaltens sehr ähnlich ist.

## 3.1 Quantitative Betrachtung einiger Verhaltensweisen

### 3.1.1 Markierungsverhalten und direkte Auseinandersetzungen bei Rehböcken

In einer vorläufigen Analyse wurden die Verhaltensbeobachtungen für das Rehgatter aus den Jahren 1972, 1975 und 1976 zusammengefaßt (kritische Bemerkungen zur Methodik siehe Kapitel 3.2). Sie seien hier dargestellt, soweit sie geeignet sind, Energiebedarfsänderungen und Homerange- und Territorialverhalten (C. 4.) verständlicher zu machen. Eine vollständigere Behandlung der Verhaltensweisen muß in einer späteren Veröffentlichung erfolgen.

Tabelle 9

Auftreten einiger Verhaltensweisen[a]) in den Beobachtungsjahren 1972, 1975 und 1976

A) Markierverhalten der Böcke

| Soziale Klasse | Anzahl Beobachtungen (100 %) | davon Beobachtungen „mit Verhalten" (in Klammern: in Prozent aller Beobachtungen) „Markieren" | „Plätzen" | „Schlagen" | „Schrecken" |
|---|---|---|---|---|---|
| ältere Territoriale | 1082 | 213 (19,7) | 117 (10,8) | 18 (1,7) | 6 (0,6) |
| erstmals Territoriale | 557 | 87 (15,6) | 45 (8,1) | 12 (2,2) | 6 (1,1) |
| nicht Territoriale | 750 | 44 (5,9) | 5 (0,7) | 7 (0,9) | 1 (0,1) |
| Jährlinge | 1152 | 16 (1,4) | 2 (0,2) | 6 (0,5) | 0 (0,0) |
| Total | 3541 | 360 (10,2) | 169 (4,8) | 43 (1,2) | 13 (0,3) |

a) Jede „Verhaltensweise" wurde einzeln gezählt. Wenn z. B. bei einer Beobachtung ein Bock abwechselnd „plätzte", „markierte" und „schlug", wurde jede dieser Verhaltensweisen je einmal gewertet, unabhängig davon, wie häufig oder intensiv sie während der Beobachtungszeit ausgeführt wurde.

B) An Kampfverhalten beteiligte Böcke[b])

(in Klammern: Prozent aller Beobachtungen, s. o.)

| | ältere Territoriale | erstmals Territoriale | nicht Territoriale | Jährlinge | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| Imponieren + Drohen | 57 (5,3) | 30 (5,4) | 25 (3,3) | 21 (1,8) | 133 (3,8) |
| Hetzen + Kämpfen | 95 (8,8) | 46 (8,3) | 59 (7,9) | 67 (5,8) | 267 (7,5) |
| „Soziale Auseinandersetzung" | 152 (14,1) | 76 (13,6) | 84 (11,2) | 88 (7,6) | 400 (11,3) |

b) Jeder an einer Auseinandersetzung beteiligte Bock wurde einzeln gezählt. „Imponieren" und „Drohen" wurden nur gezählt, wenn sie zur Entscheidung der Auseinandersetzung ausreichten. Wenn „Hetze" und „Kampf" notiert wurde, wurde vorausgegangenes „Imponieren" und „Drohen" nicht gewertet.

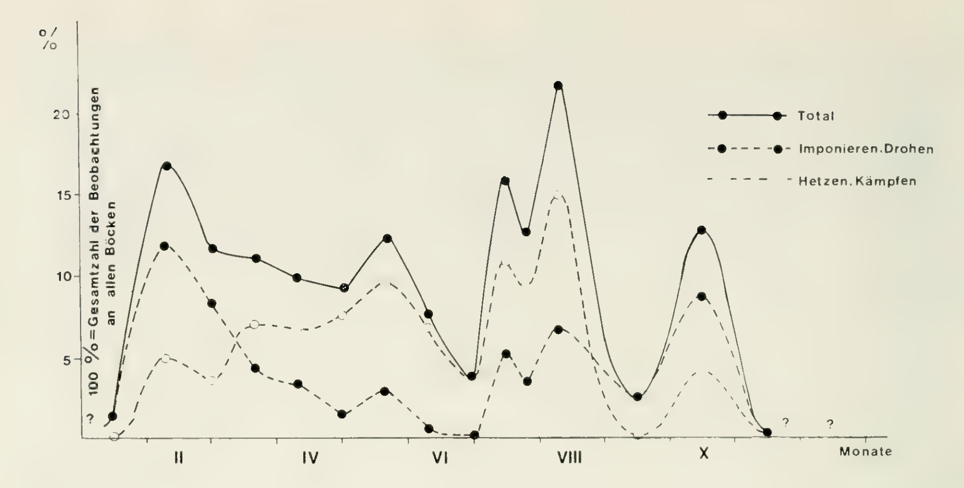
Eine grobe Übersicht gibt Tabelle 9. Insgesamt 86 Prozent der beobachteten Markierungshandlungen wurden von territorialen Böcken ausgeführt. „Plätzen“ kam fast ausschließlich bei territorialen Böcken vor. „Schlagen“ und „Schrecken“ traten quantitativ stark zurück, gegenüber „Markieren“ und „Plätzen“. An direkten sozialen Auseinandersetzungen waren jedoch territoriale Böcke nicht wesentlich häufiger beteiligt, als nicht territoriale und Jährlinge, letztere Gruppen allerdings normalerweise als Unterlegene. Vermehrter Energieaufwand für Markierungshandlungen betraf deshalb vor allem territoriale Böcke, für direkte soziale Auseinandersetzungen aber auch unterlegene Böcke, ab April auch die noch nicht ausgewachsenen Jährlinge.

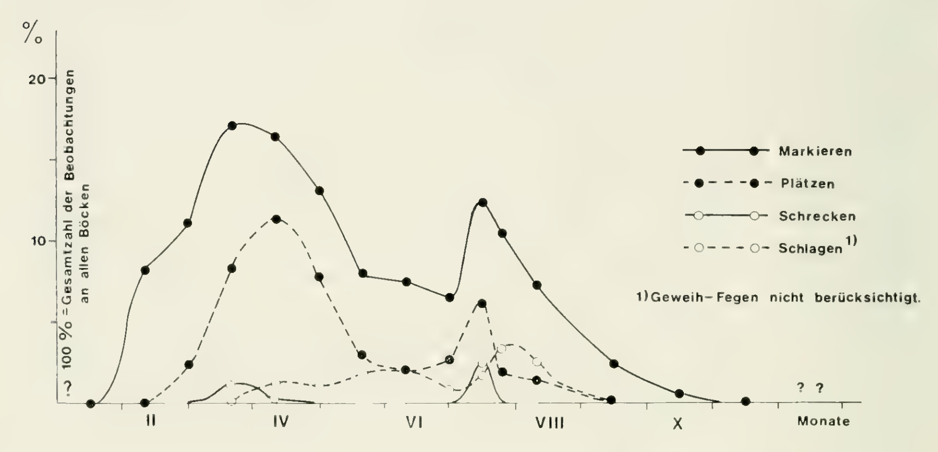
Markierungshandlungen sind von Nutzen, um direkte Auseinandersetzungen vermeiden zu helfen. Zur Zeit intensivsten Markierungsverhaltens von März bis Anfang Mai sind denn auch relativ wenige direkte Auseinandersetzungen zwischen Böcken zu beobachten (Abb. 16, Abb. 17).

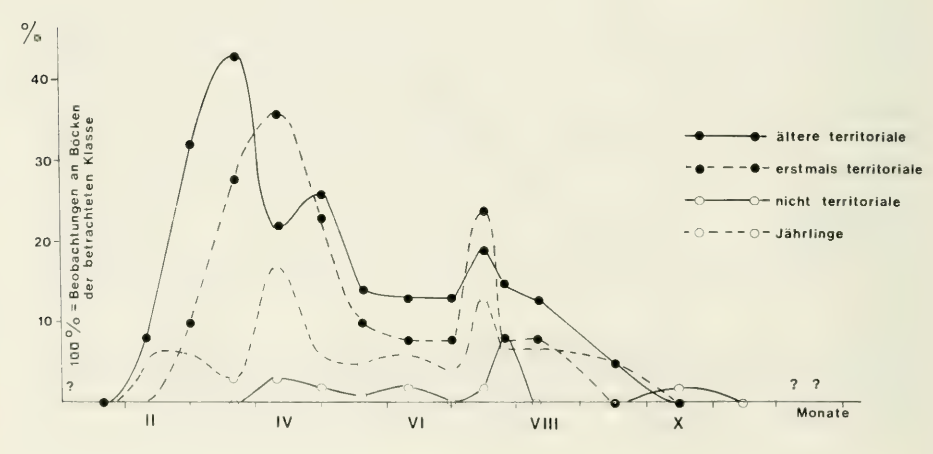
Die Kurven für „Imponieren“ und „Drohen“, „Hetzen“ und „Kämpfen“ sind von Februar bis Juni etwa gegenläufig (Abb. 16). Die Intensität dieser Auseinandersetzungen nimmt dabei aber erheblich zu, was in der Darstellung nicht zum Ausdruck kommt. „Imponieren“ und „Drohen“ verlaufen im Februar und Anfang März oft in energiesparendem „Zeitlupentempo“; „Hetzen“ beschränkt sich meist auf wenige Meter; „Kämpfe“ sind selten. Im Mai jedoch dauern die „Imponierkämpfe“ Minuten lang. Die Böcke „hetzen“ über mehrere hundert Meter und bieten dabei alle Kräfte auf. Das Markieren von Territorien verzögert somit kräftezehrende direkte soziale Auseinandersetzungen (die z. B. in der Rehfarm bei Gruppenhaltung schon im März und danach im Abstand von jeweils einigen Wochen noch mehrmals auftreten), bis ins Frühjahr mit seinem günstigen Nahrungsangebot. Es erleichtert auf diese Weise wohl auch den Jungböcken die körperliche Entwicklung, im Spätwinter bzw. Vorfrühling, während der Jahreszeit mit geringstem Nahrungsangebot.

Auffälligerweise nimmt die relative Zahl der Markierungshandlungen zu Beginn der Säugezeit deutlich ab und bleibt bis zu deren Ende gering. Der Energiebedarf der territorialen Böcke nimmt damit ebenfalls ab, (Abb. 13; 15), da sie nun wesentlich weniger umherlaufen müssen, um ihre Markierungs-Marken anzubringen. Im Frühsommer „reicht“ überdies ein einmaliges kurzes Wischen mit dem Kopf als Markierungshandlung, während im Frühjahr und zu Beginn der Brunft die Markierungsstelle meist sehr heftig „bearbeitet“ wird (vgl. auch die Kurve des Testosteronspiegels von Barth et al. 1976). Das zu Beginn der Brunftzeit Mitte Juli noch einmal aufflackernde Markierverhalten klingt dann bereits zur Blattzeit (Anfang August) stark ab und verebbt bis Ende Oktober vollständig[9]). „Markieren“, „Plätzen“ und „Schrecken“ treten synchron auf, während „Schlagen“ trotz der dabei entstehenden optischen Marken wohl eher als Kampf-Ersatz und nicht als Markierungshandlung zu interpretieren ist, da man es besonders dann öfter beobachtet, wenn auch „Hetzen“ und „Kämpfen“ häufig sind (Abb. 16, 17). Falls kein Zaun oder allgemein zu hohe Wilddichte, bei der jedes geeignete Habitat bereits von

[9]) Ein während jeweils 48 Stunden dauernd unter Beobachtung gehaltener Rehbock verteilte in seinem geräumigen Freigehege zehn Tage nach dem Geweihfegen Ende März etwa 500 bis 600 Duftmarken pro Tag. Ende Mai waren es nur noch etwa 150, Ende Juli ca. 40 und Anfang Oktober 10 Duftmarken pro Tag (Ellenberg 1974a).


%
20
15
10
5
?
100 % = Gesamtzahl der Beobachtungen an allen Böcken
Total
Imponieren, Drohen
Hetzen, Kämpfen
? ?
II
IV
VI
VIII
X
Monate


%
20
10
?
100 % = Gesamtzahl der Beobachtungen an allen Böcken
Markieren
Plätzen
Schrecken
Schlagen 1)
1) Geweih-Fegen nicht berücksichtigt.
? ?
II
IV
VI
VIII
X
Monate


%
40
30
20
10
?
100 % = Beobachtungen an Böcken der betrachteten Klasse
ältere territoriale
erstmals territoriale
nicht territoriale
Jährlinge
? ?
II
IV
VI
VIII
X
Monate

Rehen besetzt ist, eine Abwanderung unterlegener Böcke verhindern, oder uneffektiv machen, verlassen diese überzähligen Jungböcke bis spätestens Anfang Juni die Territorien und damit die Kitz-Aufzuchtgebiete endgültig (vgl. STRANDGAARD 1972, BRAMLEY 1970). Die Häufung von „Hetzen" und „Kämpfen" im Rehgatter bis Ende Mai ist deshalb möglicherweise durch einen Gehegeeffekt verstärkt.

Im Zusammenspiel von Reviermarkierung, direkter Auseinandersetzung und Abwanderung der unterlegenen Böcke ergibt sich somit eine Entlastung der Kitz-Aufzuchtgebiete in einer Weise, daß den säugenden Geißen für die etwa acht Wochen der Säugezeit ein Maximum an Nahrung zur Verfügung steht.

Zu Beginn der Brunft wird für zehn bis vierzehn Tage noch einmal ausgiebig „markiert" und „geplätzt". Jährlinge reagieren dabei offenbar, wie auch im Frühjahr, etwas verspätet (Abb. 18), wie es ihrer körperlichen Entwicklung wohl entspricht. Auch die direkten sozialen Auseinandersetzungen nehmen wieder stark zu. Sie erreichen am Ende der Brunft bei abnehmendem Markierverhalten ihren Höhepunkt, wenn viele Böcke zur „Blattzeit" gelegentlich ihre Homeranges und Territorien verlassen und an ungewohnten Orten ungewohnten Rivalen begegnen (vgl. „Exkursionen", 4.1).

Nach der Blattzeit gibt es in der zweiten Augusthälfte und im September nur sehr wenige soziale Auseinandersetzungen. Das Markierverhalten nimmt ab, bei territorialen Böcken anscheinend rascher als bei nicht territorialen (Abb. 18). Im Oktober fällt erneut eine Häufung direkter sozialer Auseinandersetzungen auf, die allerdings meist in geringer Intensität ablaufen. Gleichzeitig steigert sich auch die Beobachtbarkeit (ELLENBERG 1974 a, 1977 b) von Böcken und weiblichen Rehen. nicht aber das Markierverhalten — außer vielleicht bei einzelnen Jährlingen (Abb. 18).

Worauf dieses Verhalten zurückzuführen sein könnte, blieb unklar. Möglicherweise handelt es sich um eine Analogie zum herbstlichen Reviergesang vieler Vögel und wird ähnlich über den Einfluß der Tageslänge auf das Hormonsystem gesteuert. Diese Unruhe vor dem Winterbeginn mag in Hochgebirgs-Biotopen auch zur Abwanderung in die Wintereinstände führen.

---

Abb. 16: Anteil der Beobachtungen mit direkten sozialen Auseinandersetzungen zwischen Böcken im Rehgatter im Jahreslauf, in Prozent der Gesamtzahl der Beobachtungen an allen Böcken (Auswertung in Drei-Wochen-Intervallen). Kombination der Beobachtungsjahre 1972, 1975, 1976.

Abb. 17: Anteil der Beobachtungen mit vier verschiedenen Markierungshandlungen von Böcken im Rehgatter im Jahreslauf, in Prozent der Gesamtzahl der Beobachtungen an allen Böcken. — Wenn Markierungshandlungen im Frühjahr häufig sind, sind direkte soziale Auseinandersetzungen selten — und umgekehrt (vgl. Abb. 16). Zu Beginn der Brunftzeit im Juli ist das Auswertungsintervall, trotz einer Verkürzung auf 10 Tage, noch zu grob, um diese Feinheiten anzuzeigen.

Abb. 18: Reines „Markierverhalten" (siehe Glossar) bei vier Bockklassen im Rehgatter im Jahreslauf, in Prozent der Gesamtzahl der Beobachtungen an Böcken der jeweils betrachteten Klasse. — Die „Älteren Territorialen Böcke" „markieren" am häufigsten und beginnen mit ihrem Markierverhalten früher im Jahr als andere Klassen. — Achtung! In der Beschriftung wurden „Jährlinge" und „nicht territoriale" verwechselt.

Auf Abb. 18 ist auffällig, daß das Markierverhalten der erstmals territorial werdenden Böcke im Spätwinter einige Zeit später einsetzt als das von Böcken, die zumindest seit dem vorhergehenden Sommer territorial waren. Diese Verzögerung ist auch beim „Plätzen“ deutlich (ohne Abbildung). Auf diese Weise gelingt es älteren territorialen Böcken, ihre angestammten Territorien ohne allzugroße Mühe zu behaupten, während die erstmals territorialen auf bisher nicht beanspruchte Gebiete ausweichen müssen.

Vergleicht man die Zeitpunkte des ersten Auftretens verschiedener Verhaltensweisen, der ersten Geweih-Fegetermine und des Einsetzens des Haarwechsels bei gleichen Geschlechts- und Altersklassen in der Rehfarm, dem Rehgatter und in freier Wildbahn — sie liegen alle in dieser Reihenfolge jeweils um wenige Wochen nacheinander (Ellenberg 1974 a, 1975) — so wird auch hier ein Zusammenhang zwischen früherem „Auftreten“ und günstiger Ernährungslage erkennbar. Die populationsabhängigen Unterschiede sind bei Jährlingen deutlicher, als bei territorialen Böcken. Ältere territoriale Böcke sind in diesem Sinne in ihren Territorien auch innerhalb eines bestimmten Lebensraumes, z. B. des Rehgatters, gegenüber bisher nicht territorialen zweifellos bevorzugt. Wegen ihrer sozialen Dominanz haben sie Zugang zu den besten Nahrungsquellen. Das bezieht sich nicht nur auf die Futterautomaten! — Die Auswirkungen dieser Unterschiede im Hinblick auf die Populationsdynamik sollen später diskutiert werden (4.3.1, 5.4).

Ein weiterer Aspekt sei hier nur angedeutet: Die zweigipflige „Markier“-Kurve der „älteren territorialen Böcke“ (Abb. 18) darf wohl teilweise als Reaktion auf entsprechendes Verhalten von Jungböcken gedeutet werden. Diese Markiergipfel sind je nach Anzahl und Aktivität zweijähriger und älterer „Jungböcke“ oder der Jährlinge im März/April oder April/Mai im Rehgatter von Jahr zu Jahr verschieden hoch. Es ergibt sich hier eine Parallele zu der von v. Holst (1969, 1973) mitgeteilten Beobachtung, daß Tupaia-Väter besonders dann intensiv markieren, wenn ihre Söhne in die Pubertät kommen. Viele der „respektlosen Jünglinge“ werden dadurch bei beiden Tierarten soweit „unterdrückt“, daß sie ihr Markierverhalten wieder einstellen, falls sie keinen freien Raum finden, in dem sie sich gleichsam selbst bestätigen können. Dies läßt sich im Rehgatter auch an einigen Individuenpaaren („territorialer Bock/einjähriger Sohn“) durch Beobachtungsreihen belegen. Doch sei auf diese Zusammenhänge hier nicht weiter eingegangen.

### 3.1.2 Direkte soziale Auseinandersetzungen bei Rehweibchen

Direkte soziale Auseinandersetzungen zwischen Rehweibchen waren nur selten zu sehen.

Im Laufe der drei (siehe 3.2) ausgewerteten Beobachtungsjahre waren in insgesamt 763 Beobachtungsstunden bei 17 Anlässen nur 37 von 2808 beobachteten Weibchen (entsprechend 1,3 %) beteiligt, im Gegensatz zu 400 von 3541 Böcken (11,3 %).

Markierungsverhalten wurde bei Rehweibchen in Übereinstimmung mit Strandgaard und Krämer (persönl. Mittlg. 1973) aber im Gegensatz zu Kurt (1968) niemals gesehen. Auch Bramley (1970) und Cumming (1966) erwähnen nichts dergleichen. Die sozialen Auseinandersetzungen zwischen Rehgeißen scheinen, trotz höherer Wilddichte als in Kurt's Beobachtungsgebieten, im Rehgatter wesentlich seltener als dort zu sein. Eine Teilerklärung hierfür dürfte in den im Rehgatter nicht durch Bejagung gestörten stabilen sozialen Beziehungen mit der Bildung von ausgeprägten Weibchen-Sippen (4.2.4.5) zu suchen sein.

Von den oben erwähnten 17 Anlässen betrafen nämlich 12 nicht näher verwandte Weibchen und nur fünf Mutter und Tochter. Von letzteren geschahen drei aus unmittelbarem Anlaß des neuerlichen Setzens der Mutter. Da Mutter und Tochter sehr häufig miteinander gesehen wurden, nicht näher verwandte Weibchen dagegen nur selten gemeinsam auftreten, ist es wahrscheinlich, daß offensichtliche soziale Auseinandersetzungen zwischen Rehweibchen, z. B. „Drohen“, „Scheuchen“ und „Hetzen“,[10]) ganz überwiegend zwischen Mitgliedern verschiedener „Sippen“ (s. u.) ausgetragen werden[11]).

Darüber hinaus sprechen für einen „Familien“-Zusammenhalt zwischen Rehweibchen und Böcken die seltenen Auseinandersetzungen zwischen territorialen Böcken und den in ihrem Gebiet wohnenden Geißen. Nur 10 Anlässe wurden in drei Jahren beobachtet, die mit einer Ausnahme aus der Situation heraus plausibel zu erklären sind: dreimal deutliche Dominanz am Futterautomaten, dreimal bei Geburtsschwierigkeiten, zweimal Übersprunghandlungen nach einem Kampf zwischen Böcken, einmal „übermütige“ Rangeleien im großen Sprung. Zu letzterem Verhalten bringt SCHMID (1965) ein Foto aus freier Wildbahn. Dagegen gab es neun Anlässe, bei denen achtmal ein territorialer Bock zum Nachbarn gehörige Geißen aus seinem Gebiet verscheuchte, einmal umgekehrt eine ältere Geiß den territorialen Nachbarn auf dessen „Exkursion“ in ihr Gebiet bedrohte.

Soziale Auseinandersetzungen scheinen unter Rehweibchen wohl nur ausnahmsweise von ähnlicher Bedeutung für den Energiehaushalt zu sein wie bei Böcken. Die meisten Anlässe lagen überdies außerhalb der Säugezeit mit ihrem hohen Energiebedarf, nämlich 12 von 17 Anlässen unter Weibchen. Von den restlichen 5 standen 4 im Zusammenhang mit der Geburt. Nur eine wirkliche Hetze zwischen nicht verwandten säugenden Geißen wurde Ende Mai beobachtet. Von 19 Auseinandersetzungen zwischen Böcken und Geißen waren 18 außerhalb der Säugezeit. Die meisten Beobachtungen konzentrieren sich auf die Frühjahrsmonate März bis Mai, nämlich 9 von 17 Auseinandersetzungen unter Weibchen und 14 von 19 zwischen Böcken und Weibchen.

Trotz fehlenden Markierverhaltens gibt es aber offensichtlich Mechanismen, die zu geringen Überschneidungen von Weibchengebieten, besonders der Kitz-Aufzuchtsgebiete nicht verwandter Geißen führen, so daß direkte soziale Auseinandersetzungen unter Rehweibchen selten bleiben. Aspekte der Verteilung von Individuen im Raum sollen im Zusammenhang mit dem Homerange-Verhalten weiter diskutiert werden.

### 3.2 Kritische Anmerkung zur Methodik der Verhaltensbeobachtungen

Mit einem Auto wurde in der kurzen Zeit hoher Aktivität des Rehwilds am Morgen und Abend (ELLENBERG 1974 a) eine möglichst große Strecke im Gelände abgefahren. Dabei konnten die meisten Tiere individuell erkannt und lokalisiert wer-

---

[10]) In der Rehfarm wurden außerdem auch „Imponieren“ und „Stirn-Schiebekämpfe“ unter Geißen, ähnlich wie bei Böcken, beobachtet und fotografiert. Sie traten regelmäßig auf, wenn man zwei einander fremde Geißen in einer Box zusammenbrachte.

[11]) Bei dieser Betrachtung sind Rangordnungs-Auseinandersetzungen unter Rehweibchen innerhalb einer vertrauten Gruppe, wie sie gelegentlich am Futterautomaten z. B. mit andeutungsweisem „Ohren-zurück-Drohen“ oder bloßem „Freigeben des Weges“ auftraten, nicht berücksichtigt.

den. Diese Methode ist optimal im Hinblick auf spätere Auswertung bezüglich des Raumbedarfs von Rehen. Sie ist weniger gut geeignet, wenn das Schwergewicht der Auswertung auf soziales Verhalten gelegt wird, da die Rehe relativ oft nur für Sekunden gesehen werden und protokollierbares „Verhalten" dabei nicht immer zeigen. Gelegentlich fühlen sich die Tiere durch das Auftauchen des Fahrzeuges so sehr gestört, daß sie unbemerkt flüchten oder sich „drücken". — Allzuhäufig dürfte dieser Fall jedoch nicht sein, da viele Tiere das gewohnte Beobachtungsfahrzeug auch auf Distanzen unter 40 m, bei guter Deckung bis herab zu ca. 5 m, passieren ließen. Dabei „sicherten" sie und wurden wohl meistens entdeckt. Kurzes „Verhoffen", manchmal ein paar Sprünge in dichtere Vegetation und Fortfahren in der vorher ausgeübten Tätigkeit waren die Regel bei den meisten Beobachtungen aus Distanzen zwischen etwa 40 und 100 m. Bei größeren Abständen waren die Störungen normalerweise minimal.

Die hier angewandte Methodik entspricht also etwa den „Stichprobenbeobachtungen" wie sie u. a. Zimen (1970) anwendete, mit der Einschränkung, daß Störungen durch den Beobachter vorkamen. Quantitativ wird deshalb das Auftreten von „Verhaltensweisen" in Prozent der Gesamtbeobachtungen, wie oben dargestellt, sicher zu gering angegeben.

Man darf aber wohl davon ausgehen, daß direkte Sichtbeobachtungen von Verhaltensweisen wie „Markieren", „Plätzen" und „Schlagen", „Imponieren" und „Drohen", „Hetzen" und „Kämpfen" in ihrem Verhältnis untereinander und im zeitlichen Nacheinander im Jahreslauf quantitativ vergleichbar erfaßt wurden. Die Störanfälligkeit bestimmter „nervöser" Individuen ist wesentlich größer als die der meisten anderen. Bei den unterschiedlichen sozialen Klassen dürften nicht territoriale Böcke und Jährlinge im Durchschnitt zeitweise nervöser sein als territoriale Böcke, so daß z. B. ihr Markierungsverhalten auf dem Höhepunkt der Territorialzeit etwas unterschätzt worden sein könnte. Viele Böcke, auch nicht territoriale, pflegen andererseits gerade nach geringfügigen Störungen zu markieren, quasi „zur Selbstbestätigung", so daß der erwähnte Fehler möglicherweise kompensiert wird. Sicher unterschätzt ist dagegen die relative Häufigkeit des „Schreckens", das im Pirschfahrzeug bei laufendem Motor wohl nicht selten überhört worden ist. Hier ist nur das zeitliche Auftreten unmittelbar aussagekräftig. „Schrecken" ist jedoch auch nach anderen Erfahrungen die seltenste „Markierungshandlung" (Raesfeld 1970), was auch in einer quantitativen Untersuchung an einer englischen Rehpopulation bestätigt wird, von der Pprior (1968) berichtet. — Es bestanden deshalb insgesamt keine schwerwiegenden Bedenken, die Verhaltensbeobachtungen wie oben geschehen, auszuwerten und unter Berücksichtigung der erwähnten Einschränkungen zu interpretieren.

Ein letztes Wort zur Auswahl der ausgewerteten Beobachtungsjahre: Zuerst wurde das Jahr 1975 bearbeitet, weil es die meisten Beobachtungen in zudem fast lückenloser Verteilung über das Jahr erbracht hatte. Das Jahr 1976 wurde zur Ergänzung herangezogen, weil es im Verlauf der phänologischen Entwicklung der Pflanzendecke von 1975 deutlich abwich und weil 1976 im Gegensatz zu 1975 einige Territorien unbesetzt geblieben waren. Letzteres führte zu einer leicht abweichenden Verteilung der Markierungshäufigkeiten, was oben bereits angedeutet wurde. — Das Beobachtungsjahr 1972 unterschied sich von den übrigen durch wesentlich geringere Wilddichte. Es gab weniger, aber wie 1975 über das ganze Jahr verteilte Beobachtungen in einem Gehege, das ähnlich wie 1976 „unverteidigte Territorien" aufwies. — Bei einem für die Auswertung zugrunde gelegten Zeitintervall von drei Wochen und der Kombination dreier Beobachtungsjahre mit ausgesucht unterschiedlichen Bedingun-

gen dürften die an sich darstellenswerten Züge der einzelnen Jahre zugunsten eines typischen Bildes schwinden. Weitere Einzelheiten würden hier vom Zusammenhang zwischen Verhalten und Energiebedarf zu weit ablenken.

## 3.3 Freßaktivität und sozialer Antagonismus in populationsökologischer Betrachtung

### 3.3.1 Einführung

Auch aus der Aufteilung der (Freß-)Aktivität auf die 24 Stunden des Tages und der Abwandlung dieses Musters im Lauf des Jahres lassen sich Einblicke gewinnen in die Möglichkeiten, die Rehpopulationen gegeben sind, ihren Energiebedarf zu decken und ein begrenztes Energieangebot optimal auf die wichtigsten Populationsmitglieder zu verteilen.

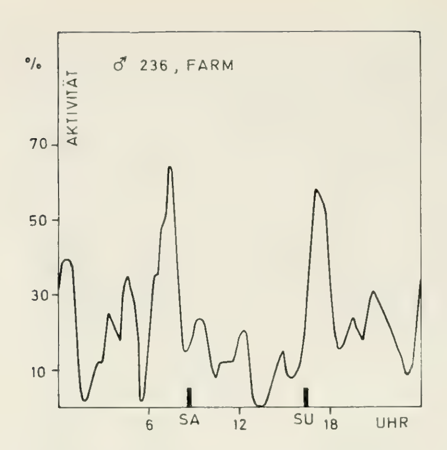
Die für einen „Konzentratselektierer" typische Pansenanatomie und Verdauungsphysiologie (2.1) bedingt beim Reh eine im Vergleich zu Rauhfutterfressern wie Rind (Zeeb 1972) und Mufflon (Uloth 1976) und auch zu Mischäsern wie Rothirsch (Bubenik und Lochmann 1956, Bützler 1972, Georgii 1977) und Gemse (Briedermann 1965, 1967) häufigere Nahrungsaufnahme im Tagesverlauf (Bubenik und Lochmann 1956, Klötzli 1965, Ellenberg 1974 a, 1977 b).

### 3.3.2 Methoden

Die Aktivität von Rehen wurde für die vorliegende Arbeit gemessen durch a) 48-Stunden-Dauerbeobachtungen an Individuen im Kleingehege, b) systematisches Pirschfahren im Rehgatter und in freier Wildbahn, c) automatische Registrierung der Betätigung der Futterautomaten durch Rehe. Die Eignung der Registrierung von Fütterungsbesuchen durch Rehe als Maß für die Gesamtaktivität dieser Tiere wurde nach eingehenden methodischen Untersuchungen früher bestätigt (Ellenberg 1974a). So wurde z. B. bei 82 Prozent der anläßlich von vier 48-Stunden-Dauerbeobachtungen an zwei Rehen im Freigehege registrierten 2064 Fünf-Minuten-Intervalle, in denen die Tiere „auf den Beinen" waren, auch Nahrungsaufnahme beobachtet. Die Anteile der Nahrungsaufnahme am Futterautomaten waren dabei ohne erkennbares System über die Aktivitätszeit verteilt. Freßaktivität am Futterautomaten, allgemeine Bewegungsaktivität und Beobachtbarkeit zeigen zeitlich weitgehend übereinstimmende Aktivitätsgipfel und -täler (vgl. bezügl. Rotwild z. B. Bützler 1972).

### 3.3.3 Ergebnisse und Diskussion

In der Rehfarm, wo sich jede Aktivitätsphase zwangsläufig auch an den Futterautomaten abspielen mußte und dort über die Zeitschreiber registriert werden konnte, wurde eine sehr unterschiedliche Anzahl von Aktivitätsschüben pro 24 Stunden im Jahreslauf nachgewiesen. Im Winter bei Schneelage wurden minimal 4, sonst normalerweise 5 bis 8 Aktivitätsschübe registriert, im Sommer maximal 14, normalerweise 8 bis 11. Letzteres stimmt mit den Ergebnissen von Klötzli und Bubenik gut überein. Weibchen zeigen in der Rehfarm in jeder Jahreszeit bis zu 13 % weniger Aktivitätsperioden pro Tag als Böcke. Im Rehgatter ließ sich dieser Unterschied für die Monate Juli/August durch direkte Sichtbeobachtungen bestätigen (Ellenberg 1974 a). Bemerkenswert scheint, daß die Abnahme der Aktivitätsschübe pro Tag im Winter sich auch in der Rehfarm abzeichnete, trotz gleichbleibender Futterqualität. Die auch von Klötzli in freier Wildbahn beobachtete entsprechende Abnahme der Anzahl der Aktivitätsschübe zum Winter hin darf man deshalb wohl nicht ausschließlich als Reaktion auf geringere Verdaulichkeit interpretieren, die die Durchsatzgeschwindigkeit der Nahrung durch den Pansen ver-



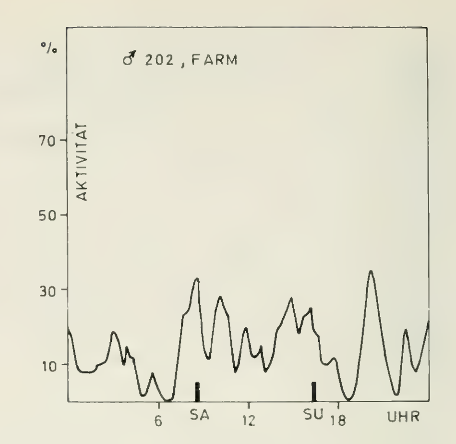



Abb. 19: Vergleich der Futterschreiber-Aktivität bei zwei Rehfarm-Böcken, als Beleg für extreme Unterschiede in der individuellen Aktivitätsverteilung über die 24 Stunden des Tages.

Grundlage der Auswertung sind Viertelstunden-Intervalle. Ausgewertet wurde, ob in einem betrachteten Intervall der Futterautomat besucht worden war (automatische Registrierung, vgl. Abb. 8 b) oder nicht. Die Häufigkeit der Betätigung des Automaten innerhalb eines Intervalls wurde nicht bewertet. — Wenn im hier vorliegenden Fall an 13 Tagen mit Registrierung (26. 12.—7. 1.) im Zeitraum von 7.00 bis 7.15 Uhr z. B. neunmal „Aktivität“ verzeichnet wurde, so ergab 9 in Prozent von 13 (= 69 %) ein Maß für die durchschnittliche Aktivität zu dieser Tageszeit. Schließlich wurden gleitende Mittel von je drei benachbarten Prozentwerten der Aktivität gebildet, um die Kurve zu glätten. — Bei den Aktivitätsdiagrammen für das Rehgatter (Abb. 20) wurden die auf die beschriebene Weise für die einzelnen Futterautomaten erhaltenen Daten von allen untersuchten Automaten akkumuliert. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang.

langsamt. Vielmehr ist auch hier eine erbliche Grundlage dieser physiologischen Anpassung an im Winter vermindertes und qualitativ schlechteres Nahrungsangebot anzunehmen.

Trotz in Einzelfällen erheblicher individueller Unterschiede in der Verteilung der Freß-Aktivität auf die 24 Stunden des Tages, wie sie in der Rehfarm belegt werden konnte (Abb. 19), ergab sich für das Rehgatter, wo von Juli 1972 bis November 1974 die Mehrzahl der Futterautomaten mit Zeitschreibern ausgerüstet war, eine bemerkenswerte Synchronisation von Aktivitätsspitzen und Ruhepausen auf Populationsniveau. Diese Synchronisation war besonders ausgeprägt in den Monaten September bis April, bei relativ geringer Wilddichte auch noch im Juli 1972 und im Mai 1973 (Abb. 20).

Es zeigt sich ein klarer Jahresrythmus, der sich mit dem Sozialverhalten der Rehe in Zusammenhang bringen läßt: Von September bis Anfang April beobachtet man ausgeprägte Aktivitätsmaxima zu den Dämmerungszeiten, tagsüber relativ geringe, aber nachts hohe Aktivität. Von Ende April bis Mitte August scheinen dagegen die Dämmerungszeiten nicht mehr so stark bevorzugt. Stattdessen ist vor allem am Morgen und Vormittag bemerkenswerte Aktivität auch bei Tageslicht zu verzeichnen, während die Nachtaktivität offensichtlich relativ abnimmt.

In diesen gut vier Frühjahrs- und Sommermonaten treten die meisten Rehe vorwiegend einzeln auf (KURT 1968), es werden Territorien verteidigt und Kitze aufgezogen. In den übrigen Monaten beobachtet man die Tiere jedoch häufig in kleinen Gruppen („Sprüngen“) von meist nahe verwandten Individuen.

In den genannten Frühjahrs- und Sommermonaten werden die Futterautomaten anscheinend noch stärker als in den Wintermonaten überwiegend von dominanten Böcken und Geißen genutzt. Diese Interpretation liegt jedenfalls nahe, wenn man erfährt, wie prompt sich im Frühjahr und Sommer territoriale Böcke und laktierende Geißen fangen, sobald man die mit den Futterautomaten kombinierten Fallen fängisch stellt. Sozial unterlegene Jährlinge und Schmalrehe müssen sich zeitlich nach den dominanten Tieren richten. Sie „dürfen“ die Futterautomaten anscheinend nur in den Pausen besuchen, die ihnen gelassen werden. — Entsprechendes trifft wohl auch für die zeitliche Nutzung von Plätzen mit günstigem natürlichem Nahrungsangebot zu (EIBERLE 1967). Diese zeitliche Anpassung fällt sozial unterlegenen Rehen im Sommer kaum allzu schwer, da sie dann als Einzeltiere nicht an die Aktivitätszeiten ihres „Sprunges“ gebunden, also nicht wie im Winter „synchronisiert“ sind. Der beschriebene Effekt nimmt im Rehgatter mit steigender Wilddichte zu, so daß schließlich im Mai und Juni 1975 auf Populationsniveau kaum noch klare Aktivitätsspitzen und Ruhetäler erkannt werden können (Abb. 20).

Diese Desynchronisation der Aktivität in den Sommermonaten ist in zweierlei Hinsicht von besonderem Interesse: Einmal läßt sich aus ihr wohl ein Maß für den sozialen Antagonismus auf Populationsniveau gewinnen, wie sogleich gezeigt werden soll. Zum anderen sind asynchron aktive Einzeltiere für Prädatoren, z. B. Wölfe oder Luchse, besonders attraktiv (vgl. z. B. CURIO 1976). Viele sozial unterlegene Rehe treten zudem in relativ ungünstigen, übersichtlichen oder eintönig strukturierten oder auch nur für sie selbst noch ungewohnten Biotopen auf und könnten deshalb relativ leicht erbeutet werden. Auf die Population als Ganzes jedoch würde sich dies Verhalten günstig auswirken, denn es lenkt vorhandene Raubtiere ab von den für die Erhaltung der Population zu diesem Zeitpunkt wichtigeren säugenden Geißen und territorialen Böcken. Im Herbst, Winter und Frühling dagegen erscheinen Einzeltiere im „Sprung“ relativ geborgen, besonders wenn sie im „Sprung“ gemeinsam einen günstigen Winterbiotop bewohnen.

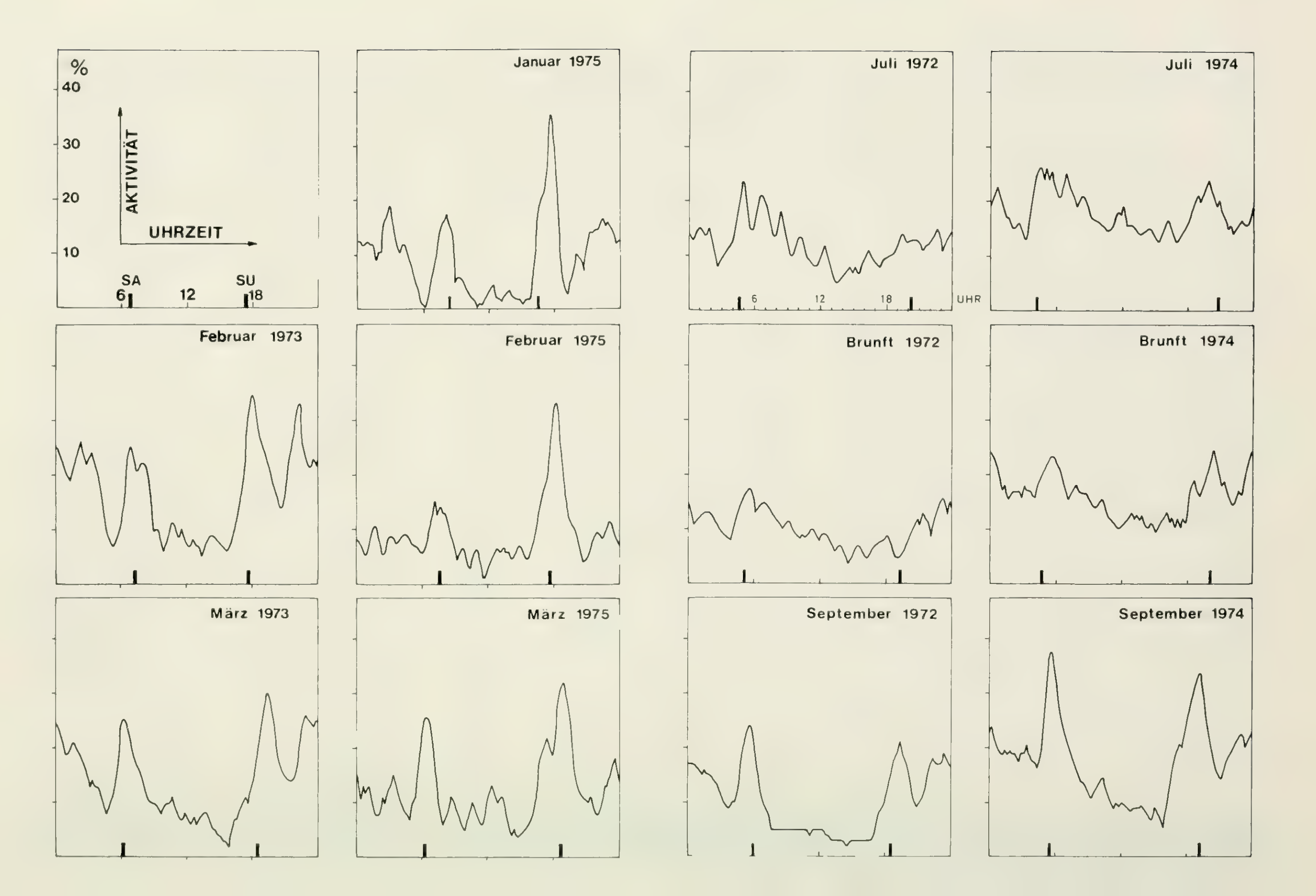
### 3.3.4 Sozialer Antagonismus und „Streß“

Als grobes Maß für die Desynchronisation der Freßaktivität auf Populationsniveau kann die aus jedem einzelnen Aktivitätsdiagramm (z. B. in Abb. 20) ablesbare minimale Aktivität in Prozent der maximalen Aktivität gelten. Um nicht auf zufällig besonders hohe oder besonders niedrige Einzelwerte eingehen zu müssen, wird jeweils das Mittel der drei höchsten Aktivitätsspitzen und der drei tiefsten

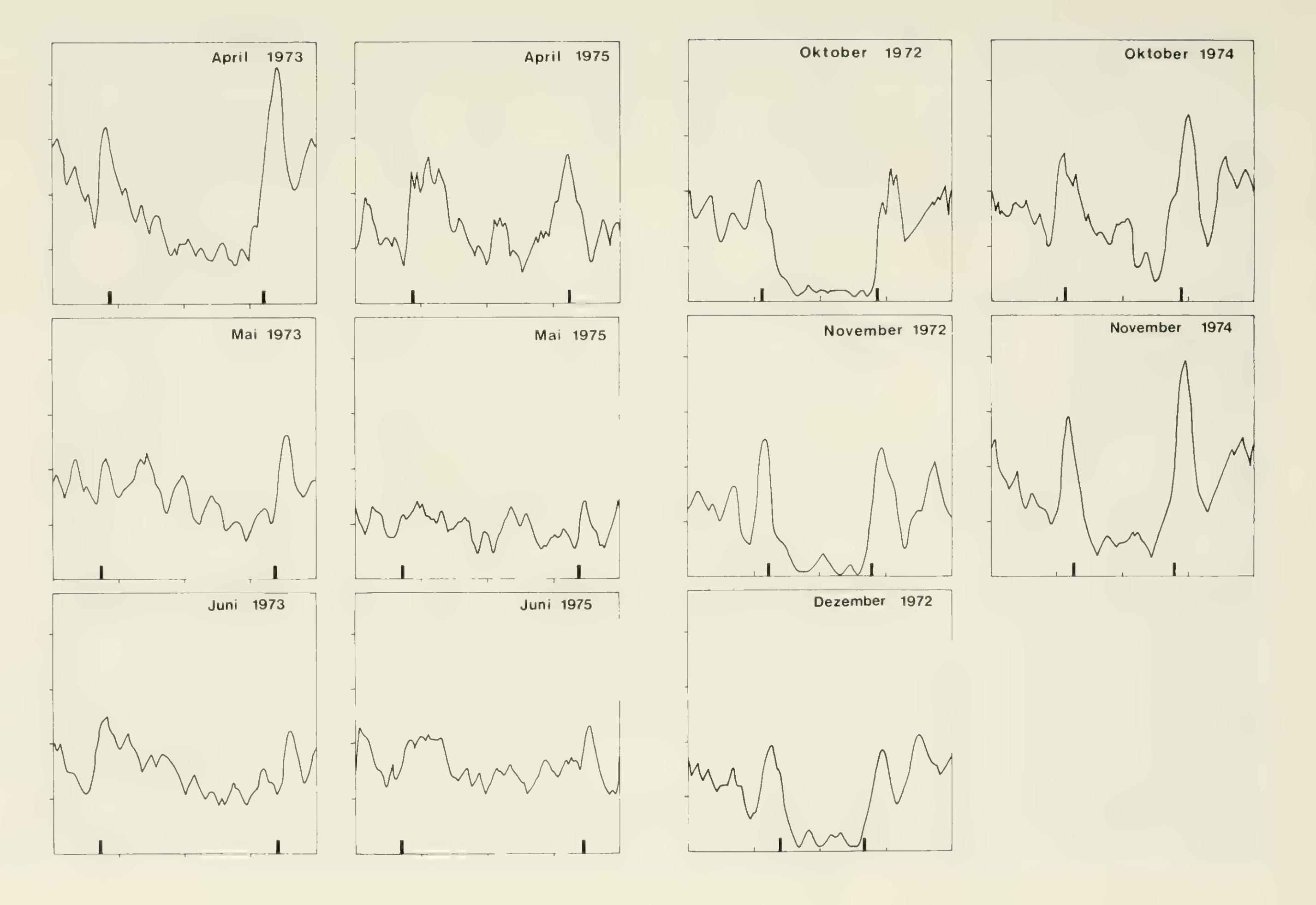
---

Abb. 20: Freßaktivität im Rehgatter, gemessen an jeweils 9 bis 13 Futterautomaten in je einem Jahr mit noch relativ geringer (1972/73) und mit bereits relativ hoher (1974/75) Wilddichte.

Jedem einzelnen Diagramm liegen zwischen 1200 und 4500 ausgezählte Viertelstundenintervalle mit Aktivität zugrunde, im Mittel etwa 2100, die nach der in der Legende zu Abb. 19 angedeuteten Methode ausgewertet wurden.



%
40
30
20
10
AKTIVITÄT
UHRZEIT
SA
SU
6
12
18
Januar 1975
Juli 1972
Juli 1974
UHR
Februar 1973
Februar 1975
Brunft 1972
Brunft 1974
März 1973
März 1975
September 1972
September 1974



April 1973
April 1975
Oktober 1972
Oktober 1974
Mai 1973
Mai 1975
November 1972
November 1974
Juni 1973
Juni 1975
Dezember 1972

Ruhetäler eines Diagramms genommen. Der Prozentwert wird groß, wenn der Unterschied zwischen Aktivitätsmaxima und -minima abnimmt und umgekehrt. Abbildung 21 zeigt eine an Schüben der Tagesaktivität auf diese Weise erhaltene „Synchronisationskurve“ für die Jahre mit zunehmender Wilddichte 1972 bis 1975. Man kann die Kurve als Veranschaulichung der Veränderungen des „sozialen Antagonismus“ (oder der Individualdistanz) auffassen. Geringer sozialer Antagonismus im Winter und hoher im Sommer scheinen für die studierte Rehpopulation charakteristisch zu sein, denn dieses Auf und Ab wiederholt sich in allen vier Beobachtungsjahren.

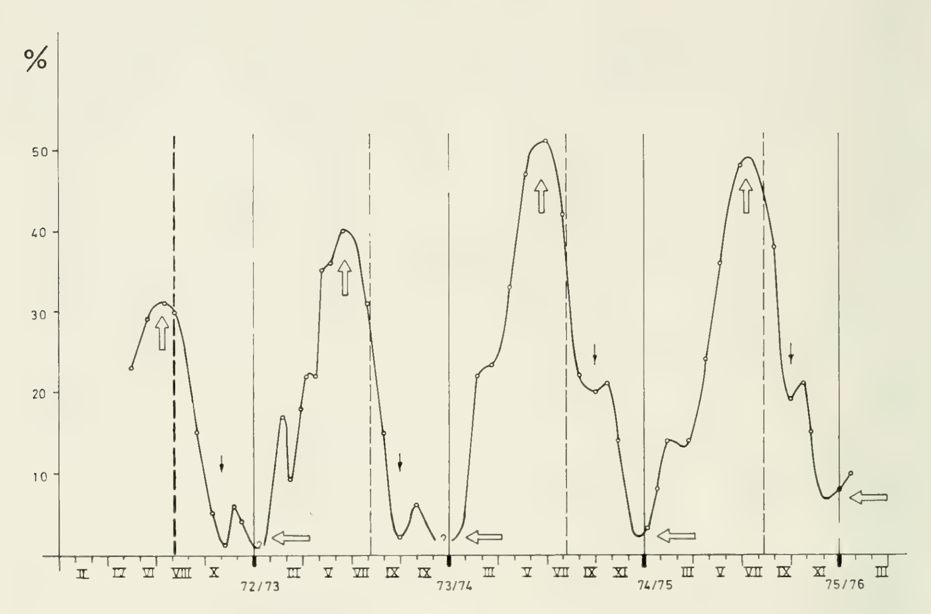



Abb. 21: Der „soziale Antagonismus“ im Rehgatter im Jahreslauf, in vier Jahren (1972 bis 1976) mit zunehmender Wilddichte — gemessen als Synchronisation der Freßaktivität auf Populationsniveau. Die Kurve zeigt die Freßaktivitäts-Minima in Prozent der -Maxima. — Weitere Erläuterungen im Text.

Von 1972 bis 1974 ansteigende Sommermaxima sind zweifellos eine Folge zunehmender Wilddichte (Tab. 15). Die Minima im Winter werden dagegen erst bei der hohen Wilddichte 1975/76 weniger ausgeprägt. Im Herbst erhöhen sich die Werte in den späteren Jahren. Hieraus läßt sich auf Dichteeffekte schließen, die sich bei steigender Wilddichte, vor allem im Sommerhalbjahr manifestieren. Ob sie jedoch zu „sozialem Streß“ führen, der sich auch physiologisch nachweisen lassen müßte, ist ungeklärt. Georgii (1974, 1976) gelang es jedenfalls nicht, Streß auf Populationsniveau durch Untersuchung der Nebennieren einer großen Anzahl bayerischer Rehe nachzuweisen. Offensichtlich kranke Tiere hatten jedoch auffällig vergrößerte Nebennieren.

Unterlegenen Rehen stehen in freier Wildbahn räumliche und im Gatter zeitliche Ausweichmöglichkeiten offen, um sich dem „Streß“ zu entziehen. Sind beide Ausweichmöglichkeiten blockiert, so bleibt als letzter Ausweg noch eine Änderung des Verhaltens, z. B. Einstellung aller territorialer Verhaltensweisen, wie sie in der Rehfarm, aber bei einigen jungen Böcken auch im Rehgatter bei hoher Wilddichte beobachtet werden konnte.

„Streß“ scheint somit ein im Leben der meisten Rehe normalerweise auftretendes Phänomen zu sein. Er ist Anlaß zur Dispersion der Population im Frühjahr und Sommer und sorgt auf diese Weise für eine gesunde Populationsdynamik. Zu körperlicher Minderentwicklung einzelner Tiere scheint er jedoch nur ausnahmsweise zu führen. Diese ist viel eher eine Folge begrenzten Nahrungsangebots, das sich für unterlegene, in ungünstige Biotope abgedrängte Individuen, noch verschlechtert.

## 4. Auswirkungen von Homerange- und Territorialverhalten auf den Zugang zu Nahrungsquellen

Die meisten Säugetiere und viele Vögel bewohnen nur einen deutlich abgrenzbaren mehr oder minder kleinen Teil des im Prinzip bewohnbaren Lebensraums. Hierin finden sie Nahrung und Unterschlupf und was sie sonst zum Leben benötigen. Wasserstellen oder Salzlecken und andere Requisiten, die nicht täglich aufgesucht werden müssen, dürfen bei manchen Arten auch entfernt vom normalen Aufenthaltsraum liegen. Sie werden dann auf möglichst direktem Weg angestrebt und wieder verlassen (vgl. z. B. HEDIGER 1956). BURT (1943) definiert deshalb als „home-range“ (= „Aktionsraum“ nach REICHSTEIN 1960) „das Gebiet, in dem sich ein bestimmtes Tier in einer bestimmten Zeit normalerweise bewegt“.

Theoretische Aspekte des Aktionsraums belegt z. B. SCHWERDTFEGER (1968, p. 216 ff.) ausführlich und mit vielen Beispielen. Ich bemühe hier den englischen Begriff, als „Homerange“ eingedeutscht, weil er besser als alle Übersetzungsversuche beinhaltet, daß eine Vertrautheit mit einer engeren Umgebung und eine gewisse Ortstreue vorliegt (vgl. LEUTHOLD 1977, p 194).

Gelegentliche räumliche „Ausreißer“ (vgl. SCHWERDTFEGER 1968, p. 225), bei denen das betrachtete Individuum vorübergehend mehr oder weniger weit entfernt von seinem üblichen Aufenthaltsgebiet auftaucht, gelten angesichts der vorherrschenden Ortstreue von Rehen als „Exkursionen“ (s. u.).

Bei einem Territorium (Synonym: Revier), handelt es sich um „ein Gebiet, das von einem Tier oder einer Tiergruppe gegen bestimmte Mitglieder der gleichen Art (fremde oder bloß gleichgeschlechtige Artgenossen) verteidigt wird, wobei sich die Besitzerschaft auf eine bestimmte Zeit beschränken kann“ (EIBL-EIBESFELD 1969). F. MÜLLER (1974) definiert als Revier „jedes während eines bestimmten Zeitabschnitts durch spezifische Signalgebung markierte und/oder gegen gleichgeschlechtige Artgenossen verteidigte Gebiet“. Dieser Definition wird hier der Vorzug gegeben, weil sie Markierungshandlungen mit einbezieht.

Rehböcke sind in diesem Sinne ab einem bestimmten Alter normalerweise zweifellos territorial (HENNIG 1962, CUMMING 1966, KURT 1968, BRAMLEY 1970, STRANDGAARD 1972, u. a.). Ihre Territorialität äußert sich in Markierungshandlungen und in direkter Verteidigung. Sie bezieht sich vorwiegend auf fremde Böcke, doch werden gelegentlich auch fremde

Weibchen verjagt (3.1.1). Territorien werden intensiv vom Spätwinter an bis etwa Mitte August verteidigt. In der übrigen Zeit vermeiden lediglich die territorialen Böcke untereinander eine Begegnung, sind aber gegenüber anderen Rehen relativ duldsam. Über die Territorialität von Rehgeißen spricht nur KURT (1968, 1970) ausführlicher. Auf eventuelle Territorialität weiblicher Rehe wird unten näher eingegangen (vgl. auch 3.1.2).

## 4.1 Abwanderungsdistanzen und -zeiten

Rehe zeichnen sich unter den einheimischen Schalenwildarten durch größte Ortstreue aus (BIEGER 1931, 1932, RAESFELD 1970, NÜSSLEIN 1971). Gleichwohl können einzelne Rehe ziemlich weit wandern (Abb. 22). Abwanderungen vom Markierungsort über mehr als 70 km sind belegt (Wildmarkenkartei, Institut für Wildfor-

Tabelle 10

Relative Ortstreue markierter Rehe (Daten: s. Abb. 22, Angaben in Prozent)

| Distanz zwischen | | Böcke | | | Weibchen | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Markierungs- und | Alter: a) | ≥24 | 12—23 | ≤11 | ≥24 | 12—23 | ≤11 |
| Erlegungsort | Anzahl: b) | 390 | 165 | 99 | 167 | 90 | 147 |
| ≤ 1,2 km | | 58 | 66 | 83 | 68 | 77 | 85 |
| ≤ 2,5 km | | 74 | 75 | 94 | 80 | 87 | 93 |

a) Monate, b) ≙ 100 %

schung und Jagdkunde, Göttingen; A. und J. VON BAYERN 1975). Sie gehören aber zu den Ausnahmen (Tabelle 10). Ähnliche Ergebnisse fanden STRANDGAARD (1972) in Dänemark und BLANKENHORN (1976) in der Schweiz. — Aber auch bei den in Tabelle 10 berücksichtigten geringen Distanzen ist unsicher, ob zum Zeitpunkt der Erlegung der Markierungsort des Kitzes noch zum Homerange gehörte. Gemessen an den durch Beobachtung individuell sichtmarkierter Rehe ermittelten Homerangegrößen (CUMMING 1966, BRAMLEY 1970, STRANDGAARD 1972, ELLENBERG 1977 b) überschätzen aus solchen Abwanderungsdistanzen abgeleitete Aktionsgebietsgrößen (z. B. NÜSSLEIN 1971: ca. 200 ha) die wirklich gegebenen Verhältnisse in mehr oder minder deckungsreichen Rehbiotopen (s. u.), auch wenn von manchen „Feldrehen" wesentlich größere Aktionsräume belegt sind (RAESFELD 1970, PIELOWSKI 1977, Vortrag Göttingen). Es ist nämlich zu berücksichtigen, daß Rehe häufig im Alter von etwa einem Jahr das Homerange, in dem sie aufgewachsen sind, verlassen und sich in einem anderen Gebiet festsetzen (s. u.). In diesem neuen Homerange verbleiben sie meist bis an ihr Lebensende (Tabelle 11), nachdem sie dort als Weibchen Kitze aufgezogen oder als Böcke Territorien etabliert haben. Der Prozentsatz abwandernder Jungtiere ist sehr wahrscheinlich je nach Auslastung der Biotopkapazität von Population zu Population verschieden (5.4). Er ist bei Weibchen deutlich geringer als bei Männchen (Abb. 22, Tab. 10, Tab. 11). Manche Männchen versuchen erst mit vier oder ausnahmsweise mit fünf Jahren erstmals territorial zu werden und müssen dann unter Umständen erneut abwandern. — In den von STRANDGAARD (1972) und BRAMLEY (1970) untersuchten Rehpopulationen wanderten fast aus-

schließlich Jungtiere im Alter von einem Jahr ab, manche schon als Kitz, der Rest mit zwei Jahren. In beiden Untersuchungsgebieten war Abwanderung leicht möglich, weil es sich um lokal dichte Besiedlung inmitten eines weitgehend rehleeren Gebiets handelte.

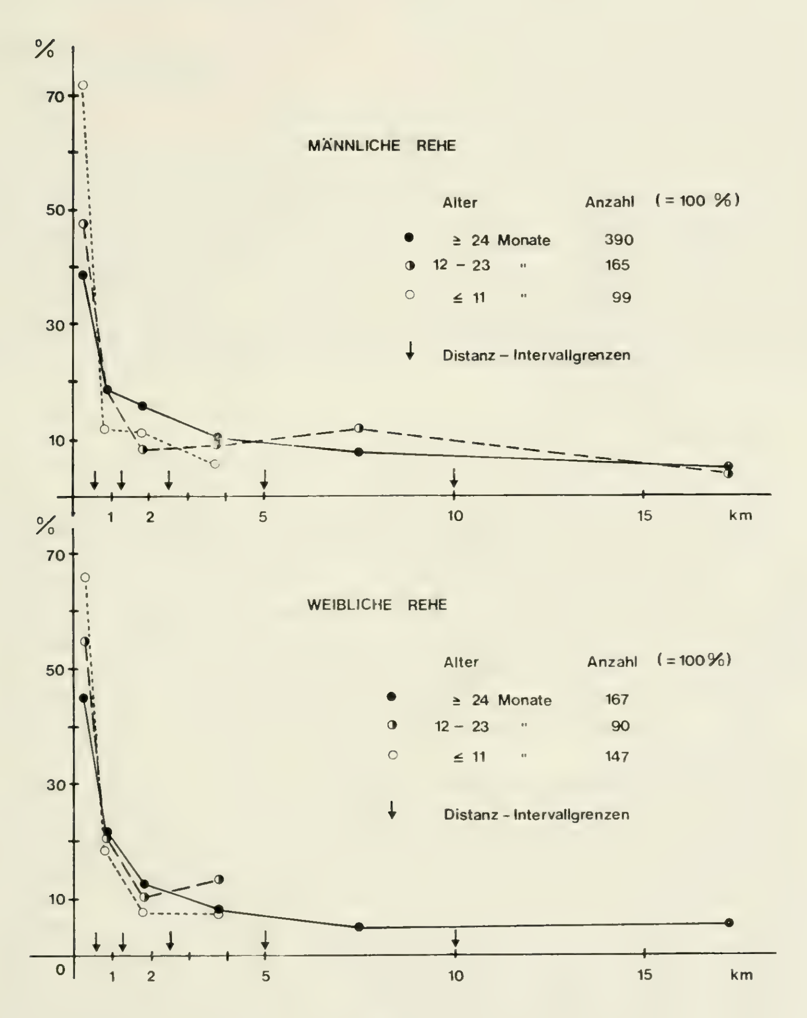



Abb. 22: Abwanderungsdistanz von als Kitz markierten Rehen, die später zum größten Teil erlegt wurden.

Daten aus der Wildmarkenkartei des Instituts für Wildforschung und Jagdkunde, Göttingen. Die Daten stammen aus vielen Teilen des deutschsprachigen Mitteleuropa. Es wurden nur solche berücksichtigt, bei denen neben der Abwanderungsdistanz auch das Gewicht des getöteten Tieres angegeben war (vgl. Abb. 40).

Tabelle 11

Abwanderung[a]) von Jahr zu Jahr nach Altersklassen (Rehgatter 1972—1976)

| Geschlecht | Alter (Jahre) | Anzahl beurteilt | Anzahl abgewandert | Prozent | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|
| ♀ | 1 | 43 | 11 | 26 | 2 nur für 1 Jahr, dann Rückkehr, |
| ♀ | 2 | 34 | 5 | 15 | — |
| ♀ | ≥3 | 78 | 2 | 3 | blieben aber innerhalb ihres Schmalreh-Gebiets, |
| ♂ | 1 | 49 | 12 | 25 | — |
| ♂ | 2 | 34 | 13 | 38 | davon 4, die bereits als Jährling wanderten, |
| ♂ | 3 | 22 | 4 | 18 | davon 2, die schon früher wanderten, |
| ♂ | ≥4 | 55 | 2 | 4 | davon war 1 schon als Zweijähriger gewandert. |

[a]) Als „abgewandert" galt im Rehgatter ein Individuum dann, wenn sich der Mittelpunkt seines Homeranges von einem Jahr zum nächsten um mehr als 250 bis 300 m verschoben hatte.

Strandgaard erarbeitete überdies einen klaren Zusammenhang zwischen der körperlichen Entwicklung und der Abwanderungshäufigkeit von Jährlingen: Die Wahrscheinlichkeit einer Abwanderung nimmt zu mit dem Körpergewicht und mit der Geweihqualität des Jährlings. Auslösend sind letztlich die territorialen Verhaltensweisen (3.1.1). Sie sind mit guter körperlicher Entwicklung des Jährlings häufig gekoppelt und werden von älteren Territorieninhabern nicht geduldet. Körperlich schwach entwickelte Jährlinge dagegen verhalten sich ruhig und erheben keine territorialen Ansprüche. Sie bewahren damit eine erhöhte Chance, in ihrem Heimatgebiet ein durch Unfall oder Tod freiwerdendes Territorium im folgenden Jahr zu übernehmen.

Ähnliche Zusammenhänge zwischen körperlicher Entwicklung und Abwanderungstendenz von Jährlingen ließen sich im Rehgatter seit 1972 feststellen (5.4). Bei weiblichen Rehen gleichen Alters aus dem Rehgatter ergibt sich allerdings keine klare Beziehung zwischen körperlicher Entwicklung und Abwanderungstendenz. Strandgaard geht auf einen eventuellen Zusammenhang nicht ein. Bei über 24 Monate alten Weibchen, bei Jährlingen und bei älteren Böcken (Göttinger Wildmarken-Material) zeigt sich dagegen eine Abhängigkeit der körperlichen Entwicklung von der Entfernung zwischen Markierungsort (als Kitz im Sommer) und Erlegungsort (Abb. 40). Es muß jedoch bei diesem Göttinger Material (Abb. 40) offenbleiben, was Ursache und was Wirkung ist. Fand das auswandernde Tier schließlich doch einen günstigeren Lebensraum für seine Weiterentwicklung? Werden in einem dünn besiedelten Gebiet nur die günstigsten Biotope besiedelt, die oft weit auseinanderliegen? Ist das körperlich gut entwickelte Tier aus genetischer Veranlagung heraus ein Weitwanderer? Diese Fragen werden im Kapitel 5.4 weiter erörtert.

Die meisten Abwanderungen von Jungrehen finden im Frühjahr statt, im Rehgatter entfielen von 31 zeitlich genügend zu beurteilenden Umstellungen 90 Prozent auf die Frühjahrsmonate, mit einem Höhepunkt um die Monatswende April/Mai (Tabelle 12). Diesen Umstellungen gingen sicher einige „Exkursionen" voraus, die

Tabelle 12

Umstellungen im Rehgatter, differenziert nach der Jahreszeit (n = 31)

| Zeit | 10.-31. 3. | 1.-20. 4. | 21. 4.-10. 5. | 11.-31. 5. | 1.-20. 6. | 1.-20. 8. | 1.-30. 9. | 1.-31. 10. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl | 5 | 7 | 10 | 5 | 1 | 1 | 1 | 1 |

sich aber in diesem Fall nachträglich nicht leicht als solche erkennen lassen. Solche Exkursionen können zufällig ausgelöst worden sein. Sie scheinen in bestimmten Jahreszeiten gehäuft aufzutreten (Abb. 23) und ermöglichen damit die Orientierung über Vorgänge in der Nachbarschaft. Anders wäre jedenfalls die Übernahme günstiger, aber verwaister Wohngebiete oder Territorien zum rechten Zeitpunkt, vorwiegend durch ungebundene jüngere Tiere, nur schwer erklärbar. So ist es auffällig, daß etwa durch Erlegung des bisherigen Besitzers freigewordene Bock-Territorien

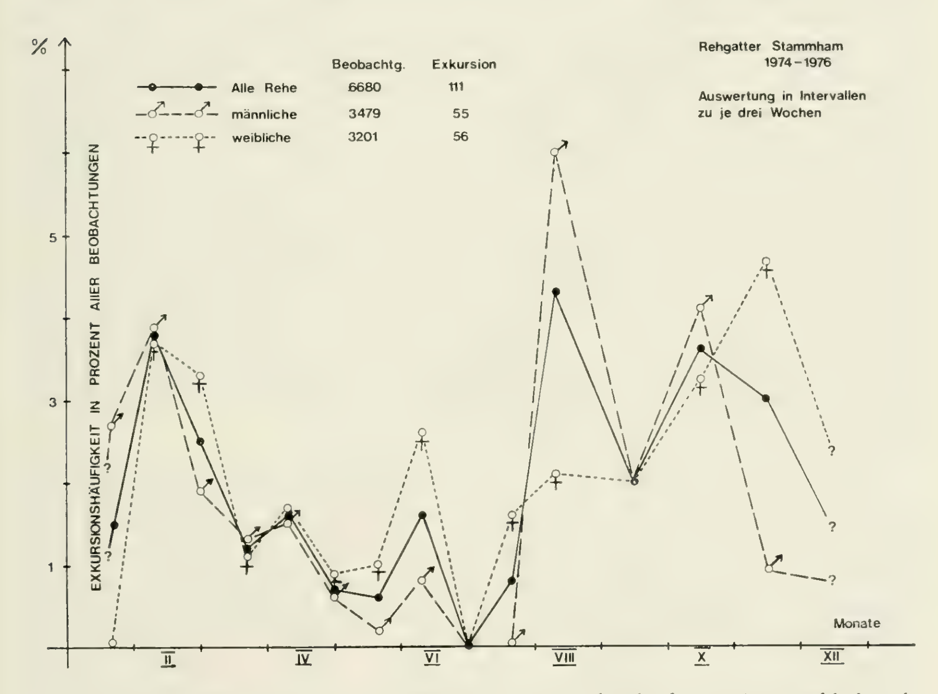



Abb. 23: Relative Häufigkeit von „Exkursionen" im Jahreslauf. — Die Anzahl der als Exkursion gewerteten Beobachtungen im Rehgatter wurde in Prozent der gesamten Beobachtungszahl pro Zeitintervall ausgedrückt. 39 % der Exkursionen aber 50 % der Beobachtungen entfallen auf die Zeit vom 10. März bis 10. Mai.

bis etwa Anfang Juni meist schon wenige Tage später von einem jungen, erstmals territorialen Bock übernommen werden. Ab etwa Mitte Juni verwaiste Territorien bleiben dann jedoch oft ohne Nachfolger (vgl. Abb. 23).

„Exkursionen" führen mithin gelegentlich zur „Umstellung", vor allem, wenn sie zwischen Jugend und Reife stattfinden. „Exkursionen" und „Umstellungen" lassen sich aber nur an größerem Beobachtungsmaterial und nur aus der Rückschau als solche erkennen und unterscheiden (z. B. NIEWOLD 1973).

Die relative Häufigkeit (bezogen auf die Gesamtzahl der Beobachtungen pro Zeitabschnitt) von erkennbaren Exkursionen ist in Abbildung 23 dargestellt.

Bei den von mir beobachteten Rehen in freier Wildbahn führte die weiteste „Exkursion" eine fünfjährige Geiß mit ihren vorjährigen Kitzen Ende März ca. 1400 m weit von ihrer üblichen Homerangegrenze. Dort wurde sie von einem Auto überfahren. Ihre Kitze sah man noch weitere zwei Tage in für sie ungewohntem Gelände umherirren, dann fanden sie sich wieder „zu Hause" ein und zeigten hier ein ruhigeres Verhalten als „in der Fremde".

Auffällig ist die relative Häufigkeit von Exkursionen im Spätwinter und im Herbst (aus dem Monat Dezember gibt es leider keine Vergleichswerte). Es hat den Anschein, als ob in diesen Jahreszeiten eine Orientierung im Raum erfolgte, die für das Auffinden geeigneter Winter- oder Frühjahrseinstände nützlich sein kann. Tatsächlich gibt es z. B. im Hochgebirge Rehpopulationen, in denen (die?, viele?, einzelne?) Individuen zwischen Sommereinständen in den Hochlagen und Wintereinständen in den Tälern regelmäßige Umstellungen vornehmen über Entfernungen von größenordnungsmäßig mehreren Kilometern (ROBIN 1975, v. BAYERN 1975). — Anfang Juni unternehmen vor allem einige mit der neuerlichen Geburt ihrer Mütter führungslos gewordene Schmalrehe Exkursionen. Die übrigen Populationsmitglieder sind von Ende Mai bis Ende Juli sehr ortsgebunden. Mit der Brunft steigt die Laufaktivität der Weibchen sprunghaft an (OZOGA und VERME 1975). Manche von ihnen, auch laktierende Geißen, bewegen sich auch außerhalb ihres gewohnten Homeranges, vermutlich auf der Suche nach einem bestimmten Bock (?)[12]). Die Böcke dagegen suchen nach brunftigen Geißen außerhalb ihrer Territorien erst am Ende der Brunft, in der sogenannten „Blattzeit". Etwa 10 % der Beobachtungen an territorialen Böcken in der Zeit zwischen dem 1. und dem 10. August beziehen sich auf meist „hastige" Ausflüge außerhalb ihrer Territoriengrenzen. Spätestens ab Mitte August kehrt wieder Ruhe ein.

In von Rehen dünn besiedelten Gebieten, z. B. den schottischen Aufforstungen, wird anscheinend kein Territorial-System entwickelt, da sich zwischen den Bock-Territorien ausgedehnte Niemandsländer befinden. Nach der Brunft läßt hier die Ortstreue territorialer Böcke deutlich nach (GIBSON a. MAC ARTHUR 1965). In dicht besiedelten Gebieten werden die Grenzen nach der Brunft offenbar durchlässiger als im Sommer. So erklärt sich die relativ große Exkursionshäufigkeit im Spätwinter und Herbst und ihre Seltenheit in der Territorialzeit sicher teilweise auch durch das Sozialverhalten (3.1.1).

Trotz solcher Umstellungen und Exkursionen lassen sich für markierte Rehe fast in allen Fällen gut belegbare Homeranges und gegebenenfalls Territorien beschreiben, über deren Fläche im folgenden Kapitel einige Zahlen vorgelegt werden sollen. Umstellungen erfolgen nach vorangegangenen Exkursionen, entweder wenn das Individuum eine gewisse Reife erreicht hat, oder — in nur zeitweise bewohnbaren Lebensräumen — regelmäßig zu bestimmten Jahreszeiten. Daß Exkursionen auch bei räumlich stationären Populationen vorwiegend im Spätwinter/Vorfrühling und im

---

[12]) Es gibt aus dem Rehgatter und aus freier Wildbahn (v. BAYERN 1975) mehrere Beobachtungen, daß eine brunftige Geiß einen bestimmten Bock vor einem anderen bevorzugt. — Doch wurde in einem Ausnahmefall auch das Gegenteil beobachtet, nämlich Begattung derselben Geiß durch bis zu drei Böcke innerhalb weniger Minuten (v. BAYERN).

Herbst stattfinden, könnte als „Vorbereitung“ für eine Besiedlung, z. B. von Hochgebirgs-Biotopen gewertet werden. — Regelmäßige jahreszeitliche Wanderungen finden aber sowohl im Tiefland als auch im Hügelland der Bundesrepublik wohl nur ausnahmsweise statt.

Kraus (1975) und Strandgaard (1972) erwähnen unter vielen längere Zeit in freier Wildbahn beobachteten markierten Rehen nur je eine Geiß, die zwischen Wintereinstand und Kitzaufzuchtgebiet mindestens zwei Jahre lang mehrere Kilometer wechselte. Gemessen an den beobachteten Gesamtpopulationen machen solche Einzelfälle größenordnungsmäßig etwa ein Prozent aus.

Es scheint angebracht, noch auf einen weiteren Gesichtspunkt hinzuweisen: Abwanderungen und Umstellungen von Jung-Rehen erfolgen zum weit überwiegenden Teil zwischen Mitte März und Mitte Mai, d. h. zu einer Jahreszeit, in der im ursprünglichen Haupt-Lebensraum Mitteleuropas, dem Laub- und Laubmischwald, in Form der Frühjahrsblüher ein für Rehe nutzbares Nahrungsangebot zwar nicht überall üppig aber doch auf großer Fläche bereitsteht. Sie dürften also kaum durch Nahrungsmangel erzwungen werden. — Im Gegenteil: die Erfahrung zeigt, daß Rehe unter begrenzten Bedingungen bis zum letzten ausharren, und daß sie unter Umständen schließlich eher verhungern als ihr gewohntes Homerange zu verlassen (Hediger 1956).

Der Vorfrühling ist die einzige Jahreszeit, zu der in Laubwaldbiotopen ein leicht verdauliches Nahrungsangebot in Bodennähe auf großer Fläche vorhanden ist, weil das Blätterdach noch fehlt und das Sonnenlicht den Boden erreichen kann. Nach dem Schluß des Blätterdaches, ab etwa Mitte Mai, ist ein für Rehe nutzbares Nahrungsangebot nur noch auf „Lichtinseln“ vorhanden. Diese sind dann durch die populationsdynamisch wichtigen territorialen Böcke und laktierenden Geißen besetzt. So erhalten die Auswanderer im Frühjahr Gelegenheit, sich ohne zusätzlichen Hunger-Streß in den vielfachen Gefahren der Fremde nach einem unbesetzten Habitat für die Übersommerung umzusehen.

Die geschilderte Engpaßsituation ist für Laubwaldgebiete mit ihrem jahreszeitlich wechselnden Futterangebot typisch. In der heutigen Kulturlandschaft tritt sie nur noch ausnahmsweise ein, weil gedüngte, landwirtschaftlich genutzte Flächen reichlich Nahrung bieten. Diese offenen Flächen unterliegen zudem wegen ihrer Übersichtlichkeit einem stärkeren Jagddruck als die Waldgebiete und stehen auf diese Weise alljährlich neu für eine Besiedlung durch abgedrängte Rehe zur Verfügung.

### 4.2 Die Flächengrößen der Homeranges

#### 4.2.1 Allgemeines über den Flächenbedarf von Rehen

In der Literatur findet man einige Angaben über den Raumbedarf von Rehen. Hennig (1962) nannte für Bockterritorien im Altmoränengebiet Schleswig-Holsteins Flächen von 7 bis 12 ha für die Zeit von März bis August. Nach Mottl (1957) lagen sie in der Tschechoslowakei in ähnlicher Größenordnung. Prior (1968) errechnete aus südenglischen Beispielen durchschnittlich 25 acres (10—12 ha). Bramley (1970) aus nordenglischen 7,4 ha für territoriale, 15 ha für nichtterritoriale Böcke und 7,1 ha für Weibchen. Hier handelte es sich um einen sehr günstig strukturierten Niederwald-ähnlich bewirtschafteten („Coppice“) Wald, bei einer Wilddichte von ca. 50 Rehen/100 ha Wald. Cumming (1966, 1974), der auch in Bramley's Gebiet

beobachtete, fand außerdem in Schottland bei geringer Wilddichte und relativ offener Biotopstruktur (Kiefernaufforstungen) Bock-Territorien bis 35 ha. KRAUS (1975) beobachtete in einem übersichtlichen Biotop, den Kochelseeniederungen im bayerischen Alpenvorland, bei 11 männlichen Jährlingen vom März bis zur Brunft Homeranges zwischen 12 und 30, im Mittel 19 ha, bei Schmalrehen 11 bis 18, im Mittel 14 ha. Bei 9 älteren Geißen stellte er Homeranges zwischen 8 und 27, im Mittel ebenfalls 14 ha fest. Unter seinen fünf zweijährigen und älteren Böcken überwogen die zweijährigen: 13 bis 27, im Mittel 21 ha. STRANDGAARD (1972) differenzierte nicht zwischen Homeranges und verteidigten Territorien bei Böcken. Seine Angaben bewegten sich zwischen 8 und 41 ha und bezogen sich wohl auf Homeranges, denn er berücksichtigte auch Äcker und Wiesen, sogar in größerer Entfernung vom Wald, wo sie nur zum Äsen im Herbst, Winter und Vorfrühling aufgesucht werden. Die Durchschnittsgrößen für je elf solcher Bockgebiete waren im Jahr 1966 30 ha, 1967 26 ha. Drei zweijährige und ein zehnjähriger Bock hatten dort 1967 auffällig kleine Homeranges von 8 bis 17, im Mittel 12 ha. Die Jahres-Homeranges von Weibchen (älter als 21 Monate) waren in STRANDGAARD's Beobachtungen ziemlich groß. Da konkrete Angaben nicht gemacht wurden, habe ich einige Weibchen-Homeranges nach STRANDGAARD's Kartenskizzen als Ellipse berechnet (vgl. ELLENBERG 1977 b), wobei die Gebiete systematisch überschätzt werden[13]). Zehn so ermittelte Werte liegen zwischen 15 und 108, im Mittel bei 57 ha, einige Schmalrehgebiete sind noch größer. Auch wenn man diese Meßwerte im unten angegebenen Verhältnis verringert, bleiben die Weibchengebiete in Kalø relativ groß. Dies liegt wahrscheinlich, wie STRANDGAARD selbst schreibt, an der großräumigen landwirtschaftlichen Bewirtschaftungsweise.

ROBIN (1975) beobachtete, wie erwähnt, einige markierte Rehe im Gebirge, zwischen deren Sommer- und Wintereinständen mehrere Kilometer Abstand war. Innerhalb der jeweiligen Einstände überschritten jedoch die Distanzen zwischen den am weitesten auseinanderliegenden Beobachtungspunkten nur selten 800 m. Nach meinen Erfahrungen aus Stammham lassen sich daraus Homerangeflächen von etwa 25 bis 30 ha ableiten. Nach Beobachtungen von KURT (1968, 1970) lagen mittlere Homerangegrößen von weiblichen Rehen in einem dichtbesiedelten Gebiet im Engadin (im Sommer) bei etwa 7 ha, bei weniger dichter Besiedlung im Schweizer Mittelland jedoch wesentlich höher.

CEDERLUND in Mittelschweden, VON BERG in Göttingen und die Arbeitsgruppe für Wildforschung in Zürich haben während der letzten Jahre einige Rehe radio-telemetriert. Die auf diese objektive Weise ermittelten Homerangegrößen halten sich, von Ausnahmen abgesehen[14]), innerhalb der oben abgesteckten Grenzen.

In freier Wildbahn bei Stammham wurden vom Verfasser nur 16 markierte Rehe längere Zeit beobachtet. Fünf erwachsene Geißen, die häufiger als zwanzigmal (s. u.) beobachtet wurden, hatten hier „geschätzte" (s. u.) Jahres-Homeranges zwischen 15 und 25 ha, im Mittel 18 ha. Die sommerlichen Kitzaufzucht-Gebiete waren weniger als halb so groß. — Vier territoriale Böcke mit mehr als 20 Beobachtungen

[13]) Nach Ergebnissen aus dem Rehgatter sind „geschätzte" Homeranges etwa halb so groß wie die „gemessenen" Ellipsen.

[14]) Von BERG (persönl. Mittlg. 1977) berichtete von einem zweijährigen Bock, der einige zeitlang bei Nacht ca. 2 km weit vom Waldrand aufs freie Feld zog, um dort zu äsen.

bewohnten ebenfalls Jahres-Homeranges von 15 bis 25 ha, im Mittel 21 ha. Ihre verteidigten Territorien waren ca. 9 bis 12 ha groß, im Mittel 10,5 ha. Sechs jüngere Rehe hatten etwas größere Homeranges (Ellenberg 1977 b).

Diese Ergebnisse stimmen gut mit den Beobachtungen im Rehgatter überein (s. u.). Zu berücksichtigen ist, daß kleine Homeranges im Vergleich zu großen bei Pirschfahrten im Gelände relativ seltener berührt werden, falls man sie nicht gezielt aufsucht. Damit sinkt auch die Zahl der Beobachtungen pro Tier, je kleiner ihre Homeranges werden.

### 4.2.2 Bemerkungen zur Methode der Homerange-Ermittlung im Rehgatter

Die im Rehgatter und in freier Wildbahn anläßlich der Pirschfahrten gesammelten Lokalisationen wurden für jedes Individuum und für jeweils bestimmte „Jahreszeiten" in ein Kärtchen eingetragen. Diese ließen sich zu Jahres- und Mehrjahreskarten zusammenfassen. Die verwendeten Kartenskizzen waren in Quadrate eingeteilt, die 100 m Seitenlänge entsprachen. Die einzelnen Lokalisationen wurden in der Karte numeriert und die Beobachtung am Rande der Kartenskizze schriftlich erläutert. So konnten „Exkursionen" (s. o.) „Flucht" und andere Aktivitäten außerhalb des Homeranges zutreffend beurteilt werden (Beispiel Abb. 24).

Zum Homerange wurden alle 1-ha-Quadrate gerechnet, in denen das Tier überhaupt einmal auftrat (außer Exkursionen), wenn auch nur am Rande, falls nicht klare Grenzen quer durchs Quadrat erkennbar waren. Dazu kamen Quadrate ohne Beobachtung, die von solchen mit Beobachtung umgeben waren.

Auf der Grundlage dieser Kartenskizzen wurde die Homerangegröße vom Verfasser nach bestem Wissen auf 1 ha genau geschätzt. Bei dieser Schätzung fanden intime Geländekenntnis über Zaunverlauf, Waldstruktur, Wildwechsel, Fährtenbilder, weitere „Beobachtungen" wie Fallenfänge, Funde von Abwurfstangen und in Einzelfällen die Grenzen der Territorien eventuell besser bekannter Nachbarn ausreichende Berücksichtigung.

Bei einer Analyse der Größe der Homerangefläche in Abhängigkeit von der Anzahl der Lokalisationen erwies sich sowohl im Rehgatter als auch in freier Wildbahn, daß bereits nach den ersten 20 Beobachtungen über 80 % aller 1-ha-Quadrate durch Beobachtungen belegt sind, die auch bei einer Steigerung der Beobachtungszahl auf mehr als 50 (bis zu 109 pro Jahr) erfaßt werden können. Das vom Verfasser „geschätzte" Jahreshomerange trifft bereits nach mehr als 10 Beobachtungen diesen Prozentsatz und bei mehr als 20 Beobachtungen über 90 % des später ermittelten Homeranges, vorausgesetzt, daß keine Umstellung stattfand[15]). Homeranges und Territorien wurden bei der Auswertung der Flächengrößen gleich behandelt.

Der Verfasser ist der Meinung, daß die auf diese Weise „geschätzten" Homerangeflächen (Tabelle Anhang 2) ein zutreffendes Bild von den tatsächlichen Verhältnissen geben.

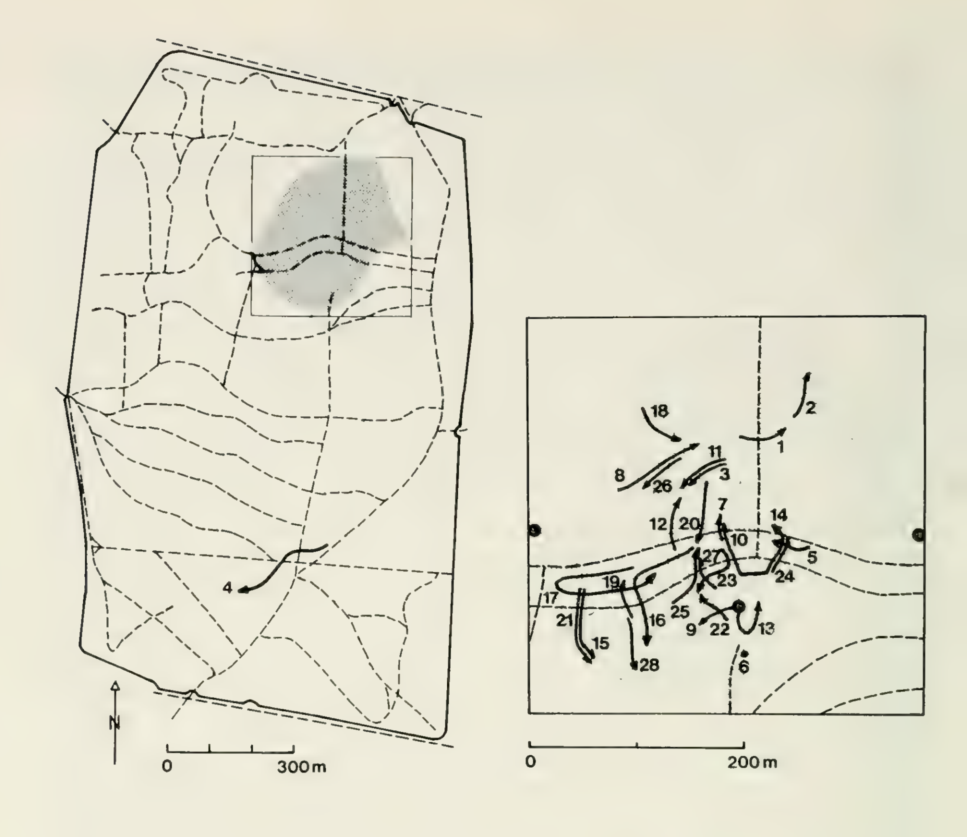
Die auf der Grundlage dieser Daten erhaltenen Ergebnisse wurden an einem Datensatz überprüft, der die Verteilung der Einzelbeobachtungen als Ellipsenflächen beschreibt (Ellenberg 1977b). Da sich hierbei außer einer deutlichen Vergrößerung der Flächen proportional zu den „geschätzten" Homeranges keine wesentlichen Abweichungen ergaben, gehe ich auf das Verfahren hier nicht ein.

### 4.2.3 Homerangegrößen im „Rehgatter Stammham"

In diesem Kapitel werden die im Rehgatter ermittelten Homerangegrößen analysiert nach den Einflüssen des Alters der „Besitzer", der sozialen Klasse, der Jahreszeit und hinsichtlich der Ortstreue.

---

[15]) Sehr ähnliche Ergebnisse erhielt Kraus (1975) nach Rehbeobachtungen in der übersichtlichen Landschaft der Kochelseemoore.




#### 4.2.3.1 Hinweise auf individuelle Verschiedenheiten

Eine statistische Analyse von Homerangegrößen und von Homerangeverhalten vereinfacht die wirklichen Gegebenheiten in grober Weise, weil fast jedes Reh ein Individuum mit ausgeprägtem Charakter ist (siehe z. B. A. u. J. von Bayern 1975). Die Veränderungen der Homeranges und die Entwicklung einzelner Rehe genau zu beschreiben, würde hier jedoch zu weit führen. Sie sind früher so ausführlich wie möglich dargestellt worden (Ellenberg 1977 b).

Nur auf das breite Spektrum aggressiven Verhaltens bei Böcken sei kurz als Beispiel hingewiesen: Manche Individuen bekämpfen zu gewissen Jahreszeiten nahezu jedes andere Reh — mit Ausnahme laktierender Geißen. Das andere Extrem sind ausgesprochen tolerante Böcke, die Kämpfen nach Möglichkeit aus dem Wege gehen, bestimmte Rehe neben sich dulden und auch mit vier oder fünf Jahren noch keine Anstalten machen, ein Territorium zu verteidigen. Solche Böcke nannte ich „Pazifisten“ (1977 b). Dazwischen gibt es alle Übergänge. — Ein anderer Gradient reicht von „außerordentlich scheu“ bis „dickfellig vertraut“, wobei das Verhalten anscheinend von der Mutter auf ihre Nachkommen tradiert wird (s. u.).

Abb. 24: Beispiel für eine Jahres-Homerange-Karte.
Alte Geiß „Quadrat“, Ohrmarke Nr. 9, Jahr 1976. Beobachtungsprotokoll gekürzt. Beobachtung Nr. 4 zeigt eine „Exkursion“.

| | |
|---|---|
| Individuum: | alte Stammutter Nr. 9 (schwarzes Quadrat) |
| Zeit: | 09. 01. — 31. 05., 14. 07. — 10. 08. 1976 |
| Anzahl Beobachtungen: | „Winter“ 10, davon 1 Exkursion (Nr. 4); „Frühjahr“ 7; „Sommer“ 11; Summe: 28. |
| Geschätztes Homerange: | . . . . . 9 ha |

| Nr. | Datum | Beobachtung |
|---|---|---|
| 1.) | 09. 01. | + 2 Ki + ♂ K un |
| 2.) | 31. 01. | + 2 ♂ Ki |
| 3.) | 20. 03. | + ♂ un |
| 4.) | 22. 03. | allein. Zieht rasch, unsicher, Stechschritt. Leicht gespreizter Spiegel. |
| 5.) | 23. 03. | äst |
| 6.) | 24. 03. | nicht sicher erkannt |
| 7.) | 29. 03. | + ♂⧗ + ♂ un |
| 8.) | 02. 04. | äst unbeteiligt 20—50 m neben Auseinandersetzung zwischen ♂△, ♂K▯, ♂ V, wird von ♂ V, der erregt ist, weil er verjagt wurde (von ♂ △), durch „Drohen“ belästigt. |
| 9.) | 02. 04. | + ♂⧗ , äsen |
| 10.) | 05. 04. | flüchtig. Etas steif. |
| 11.) | 24. 04. | Haarwechsel beginnt; trächtig |
| 12.) | 25. 04. | + ♂⧗ + ♂ un + ♂ K un |
| 13.) | 27. 04. | äst |
| 14.) | 28. 04. | + ♂⧗ + ♂ un + ♂ K un |
| 15.) | 04. 05. | Haarwechsel $^1/_4$, trächtig, verdrückt sich. |
| 16.) | 09. 05. | Haarwechsel $^1/_3$—$^1/_2$, trächtig |
| 17.) | 15. 05. | Haarwechsel $^1/_2$, dick! Gesäuge deutlich. |
| 18.) | 20. 05. | Haarwechsel $^2/_3$, dick! Gesäuge |
| 19.) | 21. 05. | flüchtig |
| 20.) | 23. 05. | fast rot, dick |
| 21.) | 25. 05. | fast rot, dick |
| 22.) | 19. 07. | äst. Gesäuge |
| 23.) | 23. 07. | äst. Gesäuge |
| 24.) | 17. 07. | flüchtig |
| 25.) | 29. 07. | verdrückt sich |
| 26.) | 29. 07. | + 1 Ki, Gesäuge! |
| 27.) | 01. 08. | Halsband verloren. Nierenstich. Riecht interessant für ♂ K ○. |
| 28.) | 02. 08. | + 2 Ki. Eins deutlich kleiner |

### 4.2.3.2 Mehrjahres-Homeranges

Da Homeranges nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich definiert sind, sei die Darstellung der Homerangegröße auf der breitestmöglichen zeitlichen Basis begonnen, um die Obergrenze abzustecken. Den „Mehrjahres-Homeranges“ liegen Beobachtungen aus mindestens zwei Jahren zugrunde. 39 Böcke und 40 weibliche Rehe im Rehgatter wurden mindestens zwei Jahre, maximal bis zu fünfeinhalb Jahre, lang beobachtet. Die akkumulierten Beobachtungszahlen waren minimal 30, maximal 343 pro Individuum in dieser Zeit. Obwohl im Rehgatter etwa 131 ha theoretisch hätten „benutzt“ werden können, hatten nur sieben Böcke und eine handaufgezogene, im Rehgatter anfangs sozial isolierte Geiß ein „geschätztes“ Mehrjahres-Homerange von 50 ha und mehr, einschließlich aller Umstellungen im Jugendalter (Tab. 13).

Tabelle 13

Homerangegrößen (Hektar, „geschätzt") von Rehen, die im Rehgatter mehrere Jahre lang beobachtet werden konnten

| | Beobachtungsdauer (Jahre) | Anzahl Rehe | Mittel ± Fehler | Extreme |
|---|---|---|---|---|
| Weibchen | 5 | 7 | 25,6 ± 4,0 | 15—42 |
| | 4 | 14 | 29,5 ± 2,1 | 18—41 |
| | 3 | 9 | 28,2 ± 2,3 | 21—40 |
| | 2 | 10 | 26,1 ± 2,9 | 13—38 |
| Männchen | 5 | 10 | 38,1 ± 4,8 | 15—67 |
| | 4 | 11 | 40,8 ± 3,3 | 15—53 |
| | 3 | 7 | 41,4 ± 6,1 | 20—70 |
| | 2 | 11 | 33,8 ± 2,2 | 25—50 |

Mittlere Mehrjahres-Homeranges bleiben dagegen deutlich unter 50 ha. Sie sind bei Böcken mit ca. 35 bis 40 ha um etwa ein Drittel größer als bei weiblichen Rehen mit ca. 25—30 ha. Damit erweisen sich die Homerangegrößen von Rehen im Rehgatter Stammham als durchaus normal im Rahmen der im vorhergehenden Kapitel abgesteckten Grenzen. Mit der Ausnahme von Feldrehen, die es aber in Westdeutschland nur in den relativ wenigen ausgedehnten baumlosen Landschaften gibt, dürfte damit erwiesen sein, daß Rehe in Normalbiotopen vergleichsweise kleine Flächen bewohnen.

20 territoriale Böcke wurden je zwei bis fünf Jahre lang beobachtet. Ihre mittlere Homerangegröße ist mit im Mittel ca. 21 ha (Extreme 9—36 ha) in dieser Zeit deutlich geringer als wenn das Jugendalter als (noch) nicht territorialer Bock mit berücksichtigt worden wäre.

Zwölf Weibchen, in deren Homeranges vorwiegend Jungwüchse, Dickungen und lichtes Altholz vorkam, bewohnten im Laufe der Jahre mit 18,7 ha (Extreme 12 bis 24 ha) deutlich kleinere Flächen als solche, in deren Homerange dichtgeschlossenes Altholz und vor allem Stangenholz (ca. 60jährige Fichten) häufig waren. Das Homerange von 16 Tieren dieser Gruppe war mit 35,4 ha (Extreme 27—41 ha) fast doppelt so groß, wie das der ersten Gruppe. Die übrigen zwölf Tiere lassen sich nicht eindeutig zuordnen. Ihre Homerangegrößen liegen etwa in der Mitte zwischen beiden Gruppen. Bei Böcken ist der Zusammenhang zwischen Biotopqualität und Homerangegröße nicht ohne weiteres aus den bloßen Zahlen abzulesen, weil die Verhältnisse kompliziert werden durch die „Wanderungen" der Jungböcke. Doch sind die Mehrjahres-Homeranges von Böcken von dem Moment an, in dem sie territorial wurden, in günstig struktuierten Gebieten mit 15 und 13 ha (fünf Jahre), 12 ha (vier Jahre), 15, 15, 12, 12 ha (drei Jahre) und 9 und 10 ha (zwei Jahre) mit im Mittel 12,5 ha deutlich kleiner als die in ungünstigen Gebieten mit 30 ha (fünf Jahre), 36 und 30 ha (vier Jahre und 24 ha (drei Jahre). — Territorien sind in beiden Gruppen nur etwa halb so groß wie diese Mehrjahres-Homeranges.

Da selbst in den Stangenhölzern des Rehgatters über Futterautomaten reichlich Nahrung verfügbar war, können die Unterschiede der Homerangegröße nicht ausschließlich aus der reichhaltigeren Äsung auf Jungwuchsflächen und an Dickungsrändern erklärt werden. Die Über- oder Durchsichtigkeit des Biotops scheint eben-

falls von Bedeutung zu sein für die Größe der Homeranges. Sehr große Homeranges gibt es in übersichtlichen aber äsungsarmen Stangenhölzern ebenso wie in übersichtlichen, aber äsungsreichen, reinen Ackerlandschaften mit ihrem Überfluß an Nahrung in für Rehwild erreichbarer Höhe. Im Rehgatter Stammham waren die Stangenhölzer zumindest im Herbst und Winter eine Art „Jedermannsland". So wurden zwei verschiedene territoriale Böcke innerhalb derselben Winter-Fangperiode nur in ausgedehnten Stangenhölzern gefangen (drei Fälle). Futterplätze (Fallen) in solchen Stangenhölzern werden — ähnlich wie die Rübenmieten auf den offenen Äckern in STRANDGAARD's Untersuchungsgebiet — von relativ vielen verschiedenen Rehen relativ seltener frequentiert als Futterplätze (Fallen) z. B. an Dickungsrändern[16]).

Mit den vorstehenden Daten wird deutlich, daß Rehe ein Leben lang in unerwartet kleinen Gebieten wohnen können, besonders wenn diese reich strukturiert sind (vgl. auch SCHÄFER 1974).

4.2.3.3 Einjahres-Homeranges

Die Veränderung der Homerangegröße mit dem Lebensalter ist für männliche und weibliche Rehe charakteristisch verschieden (Tab. 14). Als Kitze (bis Dezember) bewohnen beide Geschlechter noch verhältnismäßig kleine Fläche, meist noch kleiner als die ihrer Mütter, was an 16 mit Ohrmarken im Frühjahr markierten Kitz-Sätzen näher untersucht wurde. Schon in diesem jugendlichen Alter zeichnet sich aber die Tendenz ab, daß männliche Kitze größere Flächen bewohnen als weibliche. Dies trifft besonders für gut entwickelte Bockkitze zu, die z. B. gelegentlich schon im Herbst, zur Zeit, da ihre Kitz-Geweihe fertig ausgebildet sind, ohne Begleitung auf „Erkundungsgängen" manchmal mehrere hundert Meter von ihrem gewohnten Gebiet beobachtet wurden (vgl. auch Abb. 23). Trotzdem wurden bei den Kitzen beide Geschlechter gemeinsam betrachtet (Tab. 14).

Das Homerange weiblicher Rehe wird von Jahr zu Jahr geringer. Je älter sie werden, desto treuer bleiben sie im gewählten Gebiet, von Ausnahmen abgesehen. Zwei sehr alte Geißen, die eine Fehlgeburt hatten und in ihrem letzten Lebenssommer keine Kitze mehr führten, wurden offenbar von jüngeren, laktierenden Geißen, in ungünstigere Biotope (Stangen- bzw. Althölzer) abgedrängt. Auch Schmalrehe, bzw. erstmals gebärende Geißen siedeln oft am Rande der günstig struktuierten Gebiete mit viel Jungwuchs und Deckung. Sie übernehmen die vorwiegend von den älteren Geißen bewohnten beststruktuierten Kitzaufzuchtgebiete erst nach deren Tode oder wie eben erwähnt, wenn die alten keine Kitze mehr führen (4.2.4.5, 4.3.2).

Böcke dagegen bewohnen bis zu einem Alter von etwa drei Jahren relativ große Gebiete, wobei sie als gut entwickelter Jährling und besonders als Zweijähriger gelegentlich weit streifen („Nomaden" nach BUBENIK 1970). Viele werden mit drei Jahren territorial, manche schon mit zwei oder erst mit vier, ausnahmsweise mit

---

[16]) In der Fangperiode 1971/72 mußten gefangene Rehe stets sofort wieder freigelassen werden, weil die „Sammelkammer" erst in späteren Wintern eingesetzt werden konnte. — In einer Falle im Stangenholz fingen wir in 12 Fangnächten z. B. 12 verschiedene Rehe je 1- bis 3mal, zusammen 17mal; in einer Falle am Rande eines ausgedehnten Dickungskomplexes dagegen 8 Rehe 1- bis 11mal, zusammen 31mal.

Tabelle 14

Jahres-Homerange („geschätzt“, Hektar) in Abhängigkeit vom Lebensalter a)
Rehgatter Stammham

| | Alter (Jahre) | Anzahl | Jahres-Homerange (ha) Mittel $\pm$ Fehler | Extreme |
|---|---|---|---|---|
| Weibchen | 1 | 31 | 23,5 $\pm$ 1,2 | 10—35 |
| | 2 | 29 | 20,4 $\pm$ 1,3 | 7—35 |
| | 3 | 23 | 19,6 $\pm$ 1,4 | 5—35 |
| | 4 | 16 | 18,0 $\pm$ 1,3 | 10—25 |
| | 5 | 8 | 15,1 $\pm$ 1,5 | 10—22 |
| | $\geqq 6$ | | 14,1 $\pm$ 1,0 | 10—19 |
| | | 10 | | |
| Männchen | 1 | 35 | 26,1 $\pm$ 1,9 | 9—60 |
| | 2 | 26 | 29,0 $\pm$ 1,8 | 8—42 |
| | 3 | 19 | 24,4 $\pm$ 2,4 | 12—50 |
| | 4 | 18 | 18,6 $\pm$ 1,4 | 11—28 |
| | 5 | 13 | 18,9 $\pm$ 1,5 | 8—28 |
| | $\geqq 6$ | 9 | 19,6 $\pm$ 1,7 | 13—25 |
| Kitze | 0,5 | 16 | 11,2 $\pm$ 0,8 | 6—16 |

a) In dieser Tabelle sind nur die Daten von 1972 bis 1975 verarbeitet. 1976 wurde nicht berücksichtigt, weil aus dem Winter, Juni bis Mitte Juli und ab 10. August keine Beobachtungen vorliegen, die Jahres-Homerangegrößen also sicher unterschätzt würden.
Es wurden Tiere gleichen Alters zusammengefaßt, unabhängig vom Geburtsjahr.

fünf Jahren. In dünn besiedelten Gebieten können sich schon Jährlinge wie territoriale Böcke benehmen, während sie in dichtbesiedelten dazu kaum eine Chance haben. Territoriale Böcke werden ausgesprochen gebietstreu und leben auf kleineren Flächen, die bis ins hohe Alter etwa gleich groß bleiben. Manche Böcke geben in hohem Alter, im Rehgatter mit 6 bis 7 bzw. 9 bis 10 Jahren (C. 6.1), ihr Territorialverhalten auf (bisher viermal ausführlich beobachtet), „markieren“ kaum noch und „plätzen“ nicht mehr, beteiligen sich aber noch an der Brunft. Sie bleiben zwar innerhalb ihres früheren Gebietes, wohnen aber darin auf deutlich kleineren Flächen. Sie dulden dann neben sich „nicht territoriale“ Jungböcke und Jährlinge. In einem der beobachteten Greisengebieten stellte sich sogar zwei Jahre lang kein neuer territorialer Bock ein, obwohl in der Umgebung mehrere Böcke ein Territorium anstrebten.

Einige beobachtete „Pazifisten“, die keine Territorien beanspruchen, lebten ähnlich wie Geißen auf immer kleineren Flächen, je älter sie wurden. Dabei handelte es sich, zumindest im Rehgatter mit seiner hohen Wilddichte, stets um relativ ungünstig strukturierte Gebiete.

Die Unterschiede der territorialen Organisation bei Böcken und der Sippenverbände bei Geißen (s. u.) wirken sich somit auch auf die altersabhängigen Veränderungen ihrer Homeranggrößen aus.

#### 4.2.3.4 Größe der Jahres-Homeranges bei zunehmender Wilddichte

Das in Abschnitt B. 1. skizzierte „Experiment" im Rehgatter bezweckte eine Steigerung der Wilddichte während mehrerer Jahre bei möglichst gleichbleibend gutem Nahrungsangebot. Dies ist zwar zumindest in den Sommermonaten nicht vollkommen gelungen. Denn es fanden Verschiebungen in der Reproduktionsdynamik statt, die man beachten muß (6.5.2). Doch hat sich die Wilddichte im Laufe von fünf Jahren trotz einer großen Zahl meist natürlicher Todesfälle (6.3.1) mehr als verdoppelt (Tab. 15). Trotz dieser Verdichtung blieb die Größe der Jahres-Homeranges bei den Weibchen annähernd gleich (Tab. 16).

Das Jahr 1976 ist nicht ausreichend zu beurteilen, weil keine Beobachtungen aus den Jahreszeiten mit großem Raumbedarf, nämlich dem Spätwinter und dem Herbst (siehe nächstes Kapitel) vorliegen[17].

Tabelle 15

Anzahl Rehe im Alter von acht und mehr Monaten im Rehgatter 1972 b) bis 1977 (Winter, Frühjahr, Sommer, Herbst a))

| Klasse c) | 1972 | | | | 1973 | | | | 1974 | | | | 1975 d) | | | | 1976 | | | | 1977 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | W | F | S | H | W | F | S | H | W | F | S | H | W | F | S | H | W | F | S | H | W |
| ♀● | 7 | 6 | 6 | 6 | 13 | 13 | 13 | 13 | 15 | 15 | 15 | 15 | 25 | 24 | 23 | 19 | 22 | 21 | 20 | 20 | 21 |
| ♀◐ | 7 | 7 | 7 | 7 | 5 | 5 | 5 | 5 | 11 | 11 | 11 | 11 | 7 | 7 | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 3 | 13 |
| ♀ | 7 | 5 | 5 | 5 | 11 | 11 | 11 | 11 | 8 | 8 | 8 | 8 | 13 | 7 | 6 | 6 | 15 | 15 | 14 | 14 | 10 |
| Weibchen | 21 | 18 | 18 | 18 | 29 | 29 | 29 | 29 | 34 | 34 | 34 | 34 | 45 | 38 | 36 | 31 | 42 | 40 | 37 | 37 | 44 |
| ♂● | 6 | 7 | (10) | (10) | 7 | 11 | 13 | 13 | 13 | 14 | 13 | 13 | 13 | 17 | 16 | 15 | 14 | 17 | 15 | 15 | 14 |
| ♂◐ | 11 | 9 | 4 | 4 | 12 | 8 | 6 | 6 | 13 | 11 | 12 | 11 | 16 | 11 | 11 | 8 | 15 | 10 | 11 | 10 | 23 |
| ♂ | 8 | 7 | 5 | 5 | 9 | 8 | 8 | 7 | 8 | 8 | 7 | 7 | 14 | 13 | 11 | 8 | 19 | 19 | 16 | 16 | 21 |
| Böcke | 25 | 23 | 19 | 19 | 28 | 27 | 27 | 26 | 34 | 33 | 32 | 31 | 43 | 41 | 38 | 31 | 49 | 46 | 42 | 41 | 58 |
| Rehe | 46 | 41 | 37 | 37 | 57 | 56 | 56 | 55 | 68 | 67 | 66 | 65 | 88 | 79 | 74 | 62 | 91 | 86 | 79 | 78 | 102 |

a) Definition der „Jahreszeiten" im folgenden Kapitel.

b) Die Ausgangswilddichte wurde im Laufe des Winters und Frühjahrs 1971/72 mit 37 Rehen eingestellt (ELLENBERG 1974a).

c) ♀● = erwachsene Geiß, hat normalerweise schon mindestens einmal geboren.
♀◐ = erstmals gebärende Geiß (einschließlich zweier nicht trächtiger 1974 und einer nicht trächtigen 1975).
♀ = Schmalreh (Alter zwischen ca. 8 und 19 Monaten).
♂● = territorialer Bock, unabhängig vom Alter.
♂◐ = nicht territorialer Bock, 20 Monate und älter.
♂ = Jährling (Alter zwischen ca. 8 und 19 Monaten).

d) 1975 fiel im Laufe des Jahres eine ungewöhnlich große Zahl, vor allem Durchfall-toter Rehe an. Diese Ausfälle haben sich 1976 nicht in dem starken Maße wiederholt.

[17]) 1976 wurden nur Ende Januar, vom 18. März bis 31. Mai und vom 14. Juli bis 10. August Pirschfahrten unternommen, hauptsächlich um die wesentlichen populationsdynamischen Daten zu sammeln.

Bei den Böcken war dagegen mit zunehmender Wilddichte eine signifikante Verkleinerung der mittleren Größe der Homeranges bereits 1972 bis 1975 festzustellen (Tabelle 16). Die nicht territorialen Böcke und gut entwickelten Jährlinge konnten sich 1972 noch ohne besondere „soziale" Hindernisse neue Wohngebiete suchen und umstellen, weil ein großer Teil der Gatterfläche noch nicht von territorialen Böcken beansprucht wurde. Später war dies nicht mehr ohne weiteres möglich und Umstellungen wurden seltener.

Die beschriebenen Verhältnisse wirken sich auf das räumliche Verhalten von männlichen und weiblichen Rehen bei zunehmender Wilddichte unterschiedlich aus: Böcke, insbesondere territoriale, bewohnen immer kleiner werdende Gebiete. Dabei verwehren sie anderen Böcken weitgehend den Zutritt. Die Homeranges der Weibchen dagegen überlappen und durchdringen sich in zunehmendem Maße. In beiden Fällen wird die Nahrungsgrundlage für das Einzeltier geschmälert. Dies hat Folgen für die individuelle körperliche Entwicklung und damit für die Populationsdynamik (5., 6.3.2, 6.4, 6.5, 6.6).

Tabelle 16

Jahres-Homerangegröße (HR „geschätzt", ha) im Rehgatter 1972—1976.
Umstellungen nicht berücksichtigt (vereinfacht nach Tab. 16, ELLENBERG 1977 b).

| Klasse d) | 1972 | | 1973 a) | | 1974 a) | | 1975 | | 1976 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n b) | M c) | n | M | n | M | n | M | n | M |
| ♀ (schwarz) | 6 | 18,5 | 13 | 16,9 | 14 | 18,1 | 20 | 17,1 | 21 | 9,9 |
| ♀ (halb) | 5 | 22,0 | 5 | 18,4 | 9 | 17,8 | 7 | 22,0 | 4 | 12,3 |
| ♀ | 2 | 17,5 | 7 | 20,7 | 8 | 25,5 | 7 | 21,3 | 13 | 15,8 |
| Weibchen | 13 | 19,7 | 25 | 18,3 | 31 | 19,9 | 34 | 19,0 | 38 | 12,2 |
| ♂ (schwarz) | 6 | 19,8 | 10 | 19,0 | 12 | 17,6 | 16 | 16,1 | 15 | 9,0 |
| ♂ (halb) | 2 | 34,5 | 5 | 25,4 | 11 | 23,9 | 7 | 23,7 | 11 | 18,1 |
| ♂ | 3 | 26,5 | 7 | 25,3 | 7 | 24,4 | 9 | 20,7 | 16 | 17,2 |
| Männchen | 11 | 24,3 | 22 | 22,4 | 30 | 20,8 | 32 | 18,4 | 42 | 14,5 |

a) Aus dem Jahr 1973 gibt es keine Herbstbeobachtungen. 1974 fehlen Beobachtungen weitgehend von Anfang Juni bis 24. Juli. 1976 wurde nur von 18. 3. bis 31. 5. und vom 14. 7. bis 10. 8. intensiv beobachtet. — Bezüglich der jahreszeitlichen Verteilung der Beobachtungen sind die Jahre 1972 und 1975 am besten vergleichbar.

b) Anzahl Tiere berücksichtigt.

c) Mittleres Jahres-Homerange in Hektar

d) Klasseneinteilung wie in Tabelle 15

#### 4.2.3.5 Pulsieren der Homerange-Größe im Wechsel der Jahreszeiten

Es erwies sich als zweckmäßig, die Jahreszeiten für die vorliegende Arbeit anders abzugrenzen als es der Kalender vorschreibt, weil das Verhalten der Rehe, insbesondere im Frühjahr, mit der phänologischen Entwicklung der Pflanzendecke zusammenhängt (3.1, 6.6.3). Gleiche Gründe bewogen schon KLÖTZLI (1965) und KURT (1968) das Jahr in ähnlicher Weise aufzuteilen. Hier gelten folgende Termine:

W i n t e r   u n d   V o r f r ü h l i n g :  Vom Ende der Fangaktion im Januar oder Februar bis zum Austreiben der ersten Rotbuchen, d. h. bis etwa Mitte April.

F r ü h l i n g :  Bis zur vollständigen Ausbildung des Blätterdaches, d. h. bis auch Eichen und Eschen weitgehend belaubt sind, also bis etwa Mitte Mai.

S o m m e r :  Bis zum 31. August. Nach Beendigung der Blattzeit tritt etwa Mitte August bei Rehwild eine Periode sehr geringer Aktivität ein, in der pro Zeiteinheit nur wenige Beobachtungen möglich sind. Phänologisch läßt sich hier ein Übergang zum Herbst schwer definieren.

H e r b s t :  Bis zum Beginn der Fangaktion, normalerweise Ende November/Anfang Dezember.

Für jede dieser Jahreszeiten sind die Homerangegrößen kleiner als das Jahres-Homerange. Zwar liegen für manche Jahreszeiten weniger Beobachtung vor, doch sind die Unterschiede in den vier Jahreszeiten so deutlich, daß diese Fehlermöglichkeit keine Rolle spielt. Die Anzahl der Beobachtungen schwankt wegen des unterschiedlichen Sozialverhaltens der Rehe und ihrer jahreszeitlich wechselnden Aktivität trotz der sehr verschiedenen Dauer der „Jahreszeiten“ in relativ engen Grenzen, in dem kurzen „Frühjahr“ und im „Sommer“ werden die Rehe sogar eher häufiger beobachtet als im längeren „Herbst“ und „Winter“.

Bei geringen sozialen Spannungen im „Herbst“ und „Winter“ bewohnen beide Geschlechter relativ große Flächen, die hinter denen der Jahres-Homeranges nicht sehr zurückbleiben. Im Hochwinter, insbesondere bei Schneelage, kann das Homerange auf sehr geringe Flächen schrumpfen (größenordnungsmäßig 1 ha). Hierzu liegen aus dem Rehgatter nur wenige Beobachtungen vor, teils wegen der Fangaktionen, teils wegen überwiegend milder Winter. Eine starke Verkleinerung des Homerange im Winter ist auch von anderen Hirscharten bekannt (z. B. RONGSTAD a. TESTER 1969, HEIDEMANN 1973).

Mit zunehmender Intensität der sozialen Auseinandersetzungen im „Frühjahr“, mit verbessertem Nahrungsangebot und mit dem Heranwachsen von Deckung in Form hoher Kräuter und Belaubung des Jungwuchses der Bäume schrumpft der individuelle Aktionsraum und wird im „Sommer“, besonders bei Kitze führenden Geißen, noch deutlich kleiner (Abb. 25).

Die mittleren Homerangegrößen der sechs unterschiedenen sozialen Klassen erscheinen in dieser Darstellung im Laufe der fünf Untersuchungsjahre wie Oszillationen. Die Veränderungen der mittleren Homerangegröße sind außer bei Schmalrehen großenteils hochsignifikant (ELLENBERG 1977 b). Bei männlichen Rehen läßt sich bei zunehmender Wilddichte insgesamt eine deutliche Tendenz zur Verkleinerung der Homeranges erkennen, die bei weiblichen Rehen nicht zu beobachten ist. Dies wurde oben bereits bezüglich der Jahres-Homeranges bemerkt.

Am kleinsten sind jeweils die „Sommer“-Homeranges. Bei Böcken sind die verteidigten Territorien drei Jahre lang trotz steigender Dichte territorialer Böcke im Mittel etwa gleich groß und weichen mit gut elf Hektar kaum von der Territoriengröße in freier Wildbahn bei Stammham und anderswo (4.2.1) ab. Die mittlere Territoriengröße ging erst 1975 zurück. In diesem Jahr konnte sich eine Zahl neuer territorialer Böcke mit vergleichsweise kleinen Territorien durchsetzen (Abb. 26).

Die Kitz-Aufzuchtgebiete der Rehweibchen sind in der Zeit von etwa 5 bis 10 Tagen vor der Geburt etwa drei bis vier Wochen lang mit 1,5 bis 3 ha noch wesentlich kleiner als in Abb. 25 angegeben. Dies stimmt mit Erfahrungen der Züricher Arbeitsgruppe für Wildforschung (Jahresberichte 1971, 1972) gut überein.

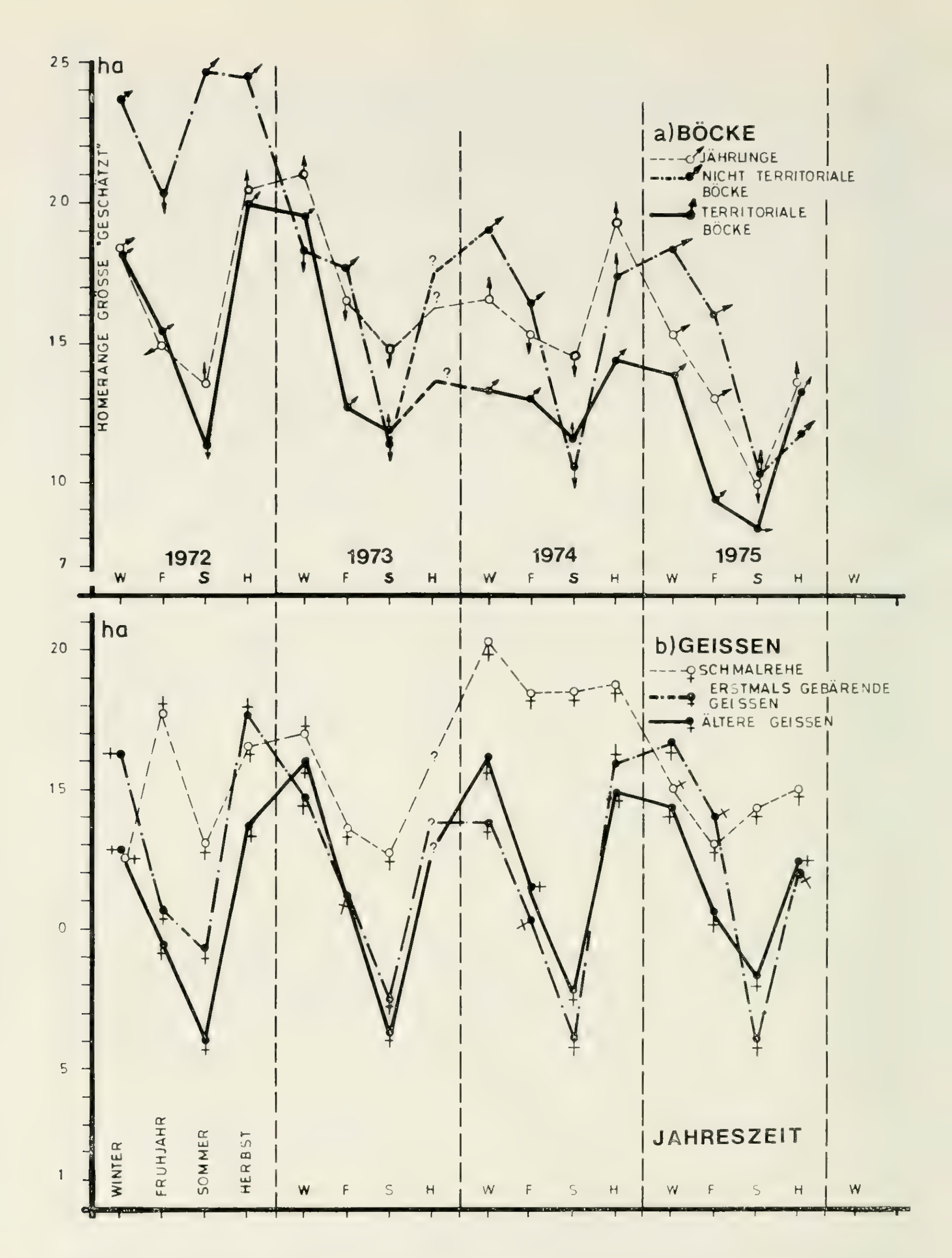



Abb. 25: Durchschnittliche Homerange-Größen (ha, geschätzt) im Laufe der Jahreszeiten, bei je drei Männchen- und Weibchenklassen im Rehgatter, 1972 bis 1975. — Die Sommer-Homeranges sind bei allen Klassen kleiner als die Herbst- und Winter-Homeranges. Insgesamt nimmt die Größe der Homeranges bei steigender Wilddichte 1972 bis 1975 bei Böcken deutlich ab; sie bleibt aber bei weiblichen Rehen gleich. Weitere Erläuterungen im Text.

### 4.2.4 Das Homerange-Verhalten der „Rehgatter"-Population im „Sommer" als Modell zum Verständnis der Populationsdynamik

Da die „Sommer"-Monate den zeitlichen Rahmen setzen für wesentliche populationsdynamische Ereignisse im Leben der Rehe, nämlich Geburt und Aufzucht der Jungen, Brunft und Zeugung der nächsten Generation, seien die folgenden Erörterungen zum Homerange-Verhalten von Rehpopulationen auf diesen Zeitraum konzentriert. — Die Abwanderung der fast erwachsenen Jungtiere ist spätestens in den ersten „Sommer"-Wochen abgeschlossen und wurde früher beschrieben (4.1). Auf die Spätwinter-Mortalität wird in anderem Zusammenhang eingegangen (5.1.4, 6.3.1.2).

#### 4.2.4.1 Die Bock-Territorien

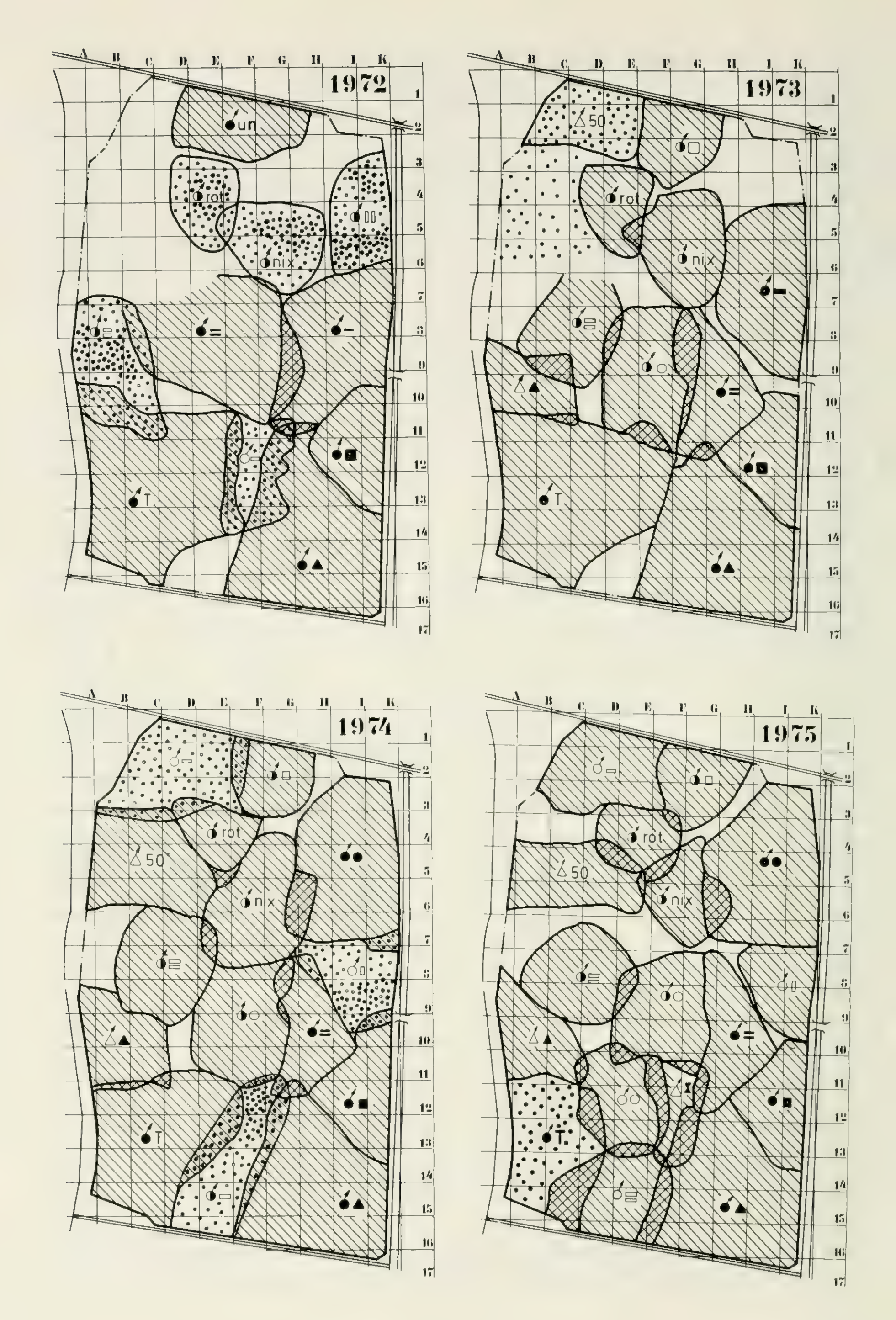
Territoriale Böcke schließen sich gegenseitig auf den von ihnen beanspruchten, markierten und verteidigten Gebieten im Sommer nahezu vollständig aus. Nur auf sehr kleinen Flächen gibt es Überschneidungen, die sich aber gewöhnlich im Laufe des Sommers klären. — Die Territorialität von Böcken ist hinreichend bekannt; Cumming (1966), Bramley (1970) und Strandgaard (1972) geben ebenfalls Beispiele der Territorienverteilung von markierten Bockpopulationen, Bramley sogar für drei Beobachtungsjahre.

Aus dem Rehgatter-Stammham ließen sich zur Territorienentwicklung bei vielen Individuen interessante Einzelheiten berichten (vgl. Ellenberg 1977 b). Hier sei lediglich darauf hingewiesen, daß auch das Territorialverhalten beim einzelnen Tier einer Reifung unterliegt, so daß „quasi territoriale" Böcke (Abb. 26) von den eigentlich territorialen unterschieden werden müssen.

„Quasi territoriale" Jungböcke markieren, wenn sie erstmals territorial werden, nicht so intensiv wie manche älteren. Sie zögern häufig in der Auseinandersetzung mit benachbarten territorialen und dulden wenige, persönlich bekannte, nicht territoriale Böcke und Jährlinge, neben sich. Solche „quasi territorialen" Böcke geben unter Umständen ihr territoriales Verhalten im Laufe des Sommers weitgehend auf oder stellen sich um. Einige verschieben auch im nächsten Sommer ihr Territorium in ein Gebiet (z. B. Ohrmarke Nr. 115, 1972/73; Nr. 20, 1972/73; Nr. 319, 1973/74), in dem sie dann endgültig territorial werden. Vielleicht ist auch Bock Nr. 5 (Tab. Anhang 1) in den Jahren 1972 und 1973 (Abb. 26) ein solcher „quasi territorialer" Bock. Er wäre unter den voll territorialen Böcken der einzige, der nicht gebietstreu blieb. Seine Geschichte vor 1972 ist jedoch ungenügend bekannt. — Dem Verhalten nach „quasi territorial" werden Böcke aber auch wieder im Greisenalter: Nr. 20, 1973; Nr. 352, 1975 und 1976; Nr. 1 ab Juli 1976.

Nicht territoriale Böcke und Jährlinge meiden normalerweise das Gebiet eines territorialen Bockes. Wenn kein Zaun sie zurückgehalten hätte, wäre wohl ähnlich wie in den anderen Untersuchungsgebieten (Bramley, Strandgaard, usw.) die Mehrzahl dieser Böcke verdrängt worden oder aus freien Stücken abgewandert — wie dies manche Beobachtungen an dem Gatterzaun entlangsuchenden Böcken auch aus dem Rehgatter belegen. Territoriale Böcke zeigten sich am Gatterzaun nur dann, wenn die Auseinandersetzung einem Bock außerhalb galt. Während der Brunft wurden sie dazu manchmal auch durch eine Geiß veranlaßt, die anscheinend ins Gehege einzudringen strebte.

Territoriale Böcke sind gegenüber den Nachkommen benachbarter Sippen (4.2.4.5) weniger tolerant als gegenüber den Jährlingen und manchmal auch älteren


1972
1973
1974
1975
A
B
C
D
E
F
G
H
I
K
un
rot
nix
T
50

Nachkommen der in ihrem eigenen Territorium ansässigen Geiß(en). Sie jagen erstere kompromißlos, dulden letztere aber während der gesamten Territorialzeit neben sich, solange sie sich nicht ihrerseits allzudeutlich territorial gebärden. Hierin manifestiert sich eine Tendenz zur Familienbildung, auf die später noch näher eingegangen werden soll.

4.2.4.2 Die Kitz-Aufzuchtgebiete

Das Bild der sommerlichen Kitz-Aufzuchtgebiete (Abb. 27) weicht grundsätzlich von dem der Bockterritorien ab. Die Sommer-Homeranges führender Geißen unterscheiden sich in ihrer Größe nur wenig. Manche Flächen, auch nach meiner Beurteilung günstige Aufzuchtgebiete, bleiben unbesetzt. Stattdessen überlappen sich die Aufzuchtgebiete vor allem unter Mitgliedern derselben Weibchensippe oft zu einem großen Prozentsatz (4.2.4.5).

Solche Überlappungsgebiete werden von den beteiligten Geißen durchaus am selben Tag benutzt, wenn sie sich auch normalerweise schon auf Distanzen von über 50 m aus dem Wege gehen, sofern sie sich rechtzeitig bemerken. Die beteiligten Tiere erkennen sich gegenseitig offensichtlich persönlich unabhängig von der Windrichtung, mit der Gerüche übermittelt werden könnten — und reagieren entsprechend den Dominanzverhältnissen, die gelegentlich in den Wintersprüngen beobachtet wurden: Dominante Geißen bleiben am Ort und fahren in ihrer Beschäftigung fort, unterlegene ziehen sich zurück oder warten, bis die dominante vorübergezogen ist. Direkte Auseinandersetzungen unter Geißen, namentlich unter verwandten Geißen

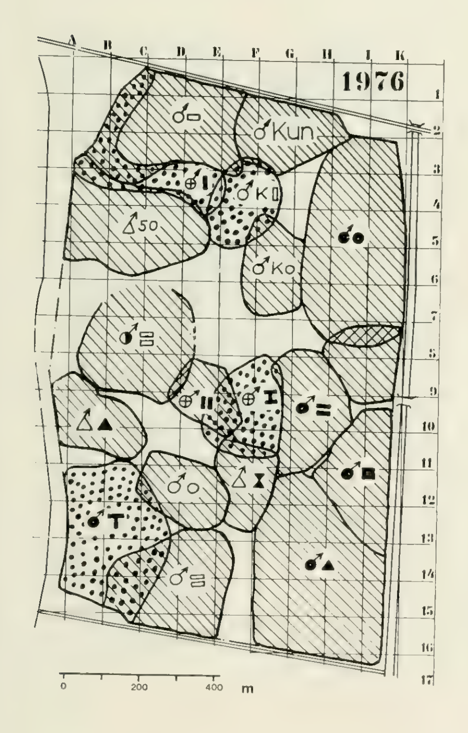
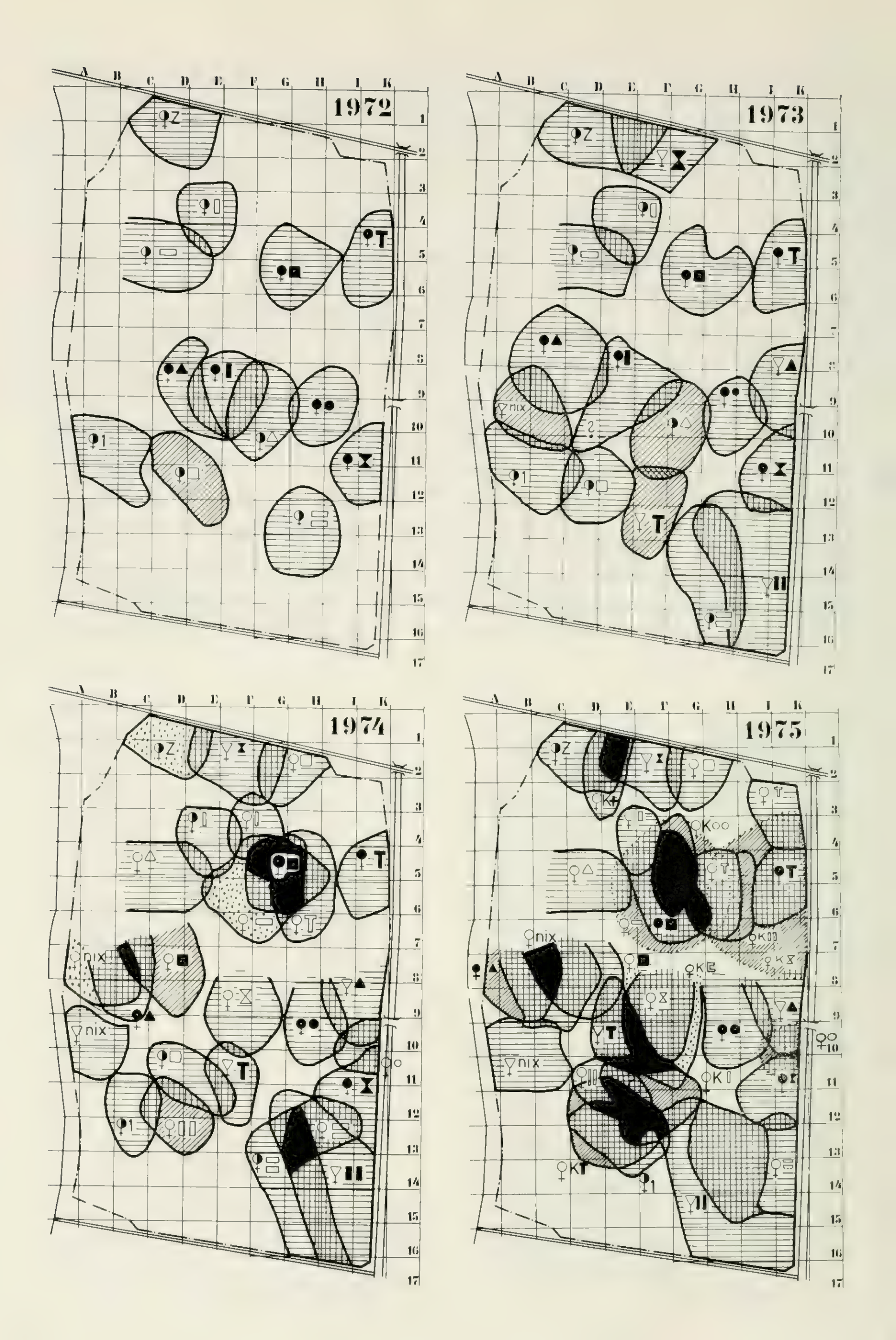



Abb. 26: Die Bockterritorien im Rehgatter im Sommer 1972 bis 1976. — Erläuterungen im Text. Territorium: schraffiert; umstrittenes Gebiet: kreuzschraffiert; Gebiet eines „Quasi territorialen Bockes“: gepunktet.


1972
1973
1974
1975

und zur Setz-, bzw. Säugezeit lassen sich im Rehgatter wie erwähnt (3.1.2), nur ausnahmsweise beobachten.

Die Geburtstermine von Geißen, deren Aufzuchtgebiete sich stark überschneiden, können sich um drei bis vier Wochen unterscheiden, z. B. setzten 1976 die Geißen (Ohrmarke) Nr. 213 und Nr. 210 in benachbarten, nicht überlappenden Gebieten im Abstand von 3 bis 4 Tagen Anfang Mai. Ende Mai/Anfang Juni gebaren die Geißen Nr. 97 und Nr. 55 in fast denselben Gebieten und überschnitten sich untereinander ebenfalls nur wenig. — Alle vier Geißen zogen erfolgreich je zwei Kitze auf.

Es gibt aber auch viele Beispiele für sehr kurze zeitliche Abstände von nur wenigen Tagen, trotz erheblicher Überschneidungen; u. a. setzten die drei einzigen Geißen, deren Gebiete sich 1972 deutlich überschnitten, im Abstand von weniger als einer Woche, zwei davon an aufeinanderfolgenden Tagen. Die Aufzuchten waren erfolgreich. — Weitere Beispiele betreffen die Geißen Nr. 104, Nr. 215 (1—2 Tage), Nr. 74 zehn Tage später im Jahr 1976; dieselben drei Geißen gebaren 1975 alle innerhalb vier bis fünf Tagen (Südwesten des Gatters).

Die kürzeste Distanz zwischen Setzplätzen zweier verwandter Geißen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen war ca. 80 m, in übersichtlichem Gelände. Unter Geißen, die sich persönlich kennen, scheint also der soziale Antagonismus zur Setzzeit keine so entscheidende Rolle für das Überleben der Kitze zu spielen, wie es KURT (1968 b) von einer sehr dichten, lokalen Engadiner Population berichtete. Falls er

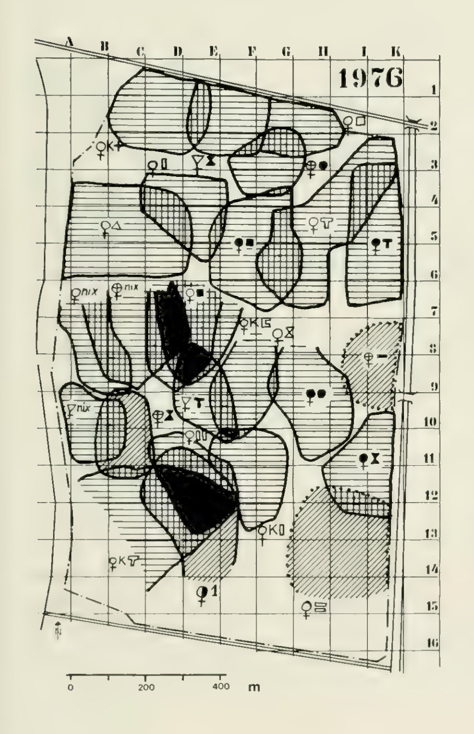



Abb. 27: Die Kitzaufzuchtgebiete im Rehgatter in den Sommern 1972 bis 1976. — Erläuterungen im Text. Erfolgreiche Aufzucht von mindestens einem Kitz: quer schraffiert; Überschneidungen der Gebiete von zwei Geißen: kreuzschraffiert; Überschneidungen der Gebiete von drei und mehr Geißen: schwarz; Kitzaufzucht nicht erfolgreich, Kitze sterben bis August: schräg schraffiert; Geiß stirbt bei der Geburt: Begrenzungslinie gepunktet; Geiß nicht trächtig, obwohl älter als 23 Monate: Fläche gepunktet. — Achtung: 1975 stellte sich Geiß ♀ T im Sommer um.

jedoch wirksam wird, dürfte der Energieverschleiß für soziale Auseinandersetzungen eine ausreichende Milchproduktion behindern, was sich wiederum auf die Überlebenschancen der Kitze auswirkt. — Füchse mögen schließlich aus der Situation Nutzen ziehen, sind aber wohl kaum ursächlich beteiligt (vgl. WANDELER 1975).

Es könnte sein, daß dieses Engadiner Gebiet von Geißen, die aus im Talbereich liegenden Überwinterungsplätzen kommen mögen, jedes Jahr neu besiedelt werden muß. Die sozialen Beziehungen geraten während des „Umzugs" unter Umständen durcheinander und müssen dann — ausgerechnet zur Setzzeit — erst einmal neu ausgekämpft werden.

#### 4.2.4.3 Überschneidungen der Bock-Territorien und der Kitz-Aufzuchtgebiete

Die Sommer-Homeranges von Jährlingen und/oder nicht territorialen Böcken können sich fast vollständig überschneiden, besonders wenn es zur Bildung von „Junggesellen-Clubs" kommt. Solche „Clubs" umfaßten im Rehgatter für einige Wochen bis zu vier Individuen. — Wenn weibliche Rehe im Sommer gemeinsam ziehen und äsen, darf man fast sicher sein, daß keines von ihnen Kitze führt. Meist handelt es sich um verwandte Schmalrehe. Gelegentlich schließt sich auch ein Schmalreh an eine Geiß an, deren Kitze früh gestorben sind. Im Rehgatter wurde ein Fall beobachtet, in dem ein gut entwickeltes Schmalreh seiner sehr alten Mutter, die im Frühjahr eine Fehlgeburt gehabt hatte, wie ein Kitz folgte. Das Schmalreh saugte offenbar regelmäßig Milch und hielt das Gesäuge der alten Mutter „erkennbar" bis zur Brunft. Üblicherweise halten sich Schmalrehe und kitzlose Geißen jedoch an einen Bock. Dabei bevorzugen sie ganz offensichtlich territoriale Böcke, wie aus vielen Beobachtungen im Rehgatter hervorgeht.

Territoriale Böcke und laktierende Geißen, von denen die Dynamik der Population in erster Linie ausgeht, sieht man nach der Geburt und bis zur Brunft jedoch nur selten und zufällig beieinander, obwohl sich die Aufzuchtsgebiete fast vollständig innerhalb von Bockterritorien befinden (Tab. 17). Dennoch entstand der Eindruck, daß Reh-„Familien", in die definitionsgemäß auch der Bock einbezogen ist, nicht zu den Ausnahmen gehören. Manche Böcke und Geißen sieht man im Herbst, Winter und Frühling fast ausschließlich mit demselben Partner — falls sie überhaupt in Gesellschaft beobachtet werden. In der Brunft finden die Partner erneut zusammen. Mehrere solche „Ehen" wurden drei und vier Jahre lang beobachtet. Daß viele territoriale Böcke gegenüber den Nachkommen der Geiß, die sie im Winter und Frühjahr begleiten — und damit im allgemeinen gegenüber ihren eigenen Kindern — toleranter sind als gegen andere Rehe, wurde oben bereits erwähnt.

Tabelle 17

Überschneidungen von Bock-Territorien und Kitz-Aufzuchtgebieten in den Sommern 1972—1976. Gleichzeitig Übersicht über den Aufzuchterfolg (Rehgatter a)).

| Anzahl Aufzuchtgebiete | Vollständig innerhalb von Bockterritorien | | teilweise (≥ ein Zehntel der Fläche) außerhalb von Bockterritorien |
|---|---|---|---|
| | 1 Territorium | ≥ 2 Territorien | |
| 109 | 78 | 21 | 10 |
| Mindestens 1 Kitz des Satzes lebt bis August | | | |
| 88 (87 ?) | 68 | 14 | 6 (5 ?) |
| Aufzuchterfolg in Prozent der Kitz-Sätze | | | |
| 81 (80 ?) | 87 | 67 | ≤ 60 |

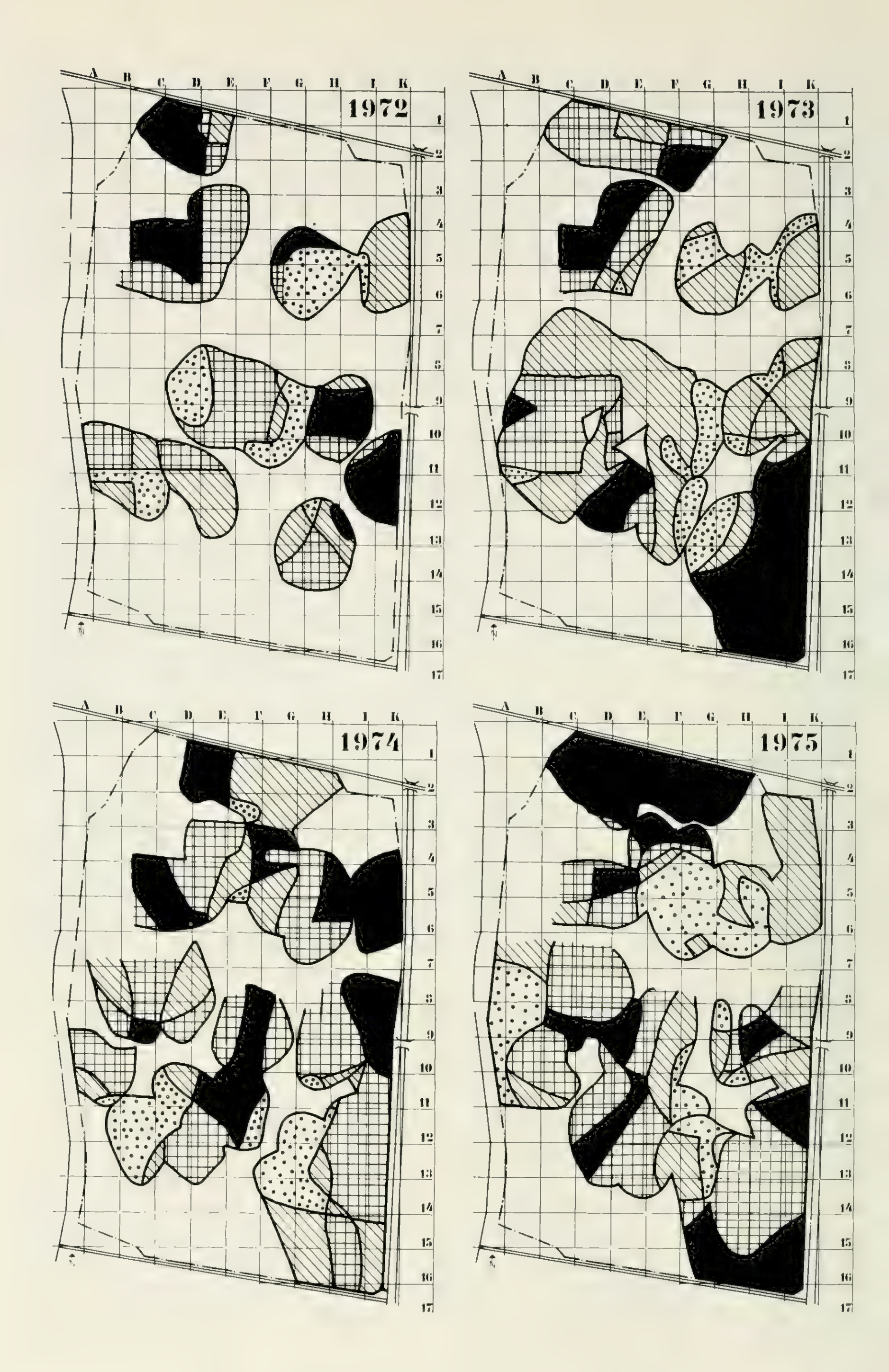
a) Bei Geißen, die perinatal starben oder die ihre Kitze früh verloren, wurde das Homerange der späten Trächtigkeit und frühen Säugezeit bewertet.

Es scheint auch ein Zusammenhang zu bestehen zwischen dem Überschneidungsgrad von Aufzuchtgebieten mit Bock-Territorien und dem Erfolg der Kitzaufzucht (Tab. 17): Je klarer die Beziehung zwischen Bock-Territorium und Aufzuchtgebiet, desto höher ist der Aufzuchterfolg. Dieser Zusammenhang ist für die Beurteilung der Funktion der Bock-Territorien im Rahmen der Populationsdynamik von besonderer Bedeutung. Er ist wahrscheinlich zurückzuführen auf das bessere Äsungsangebot und die verringerte Nahrungskonkurrenz (4.3.1) im Zentrum der Bock-Territorien.

Rehgeißen sind jedoch für erfolgreiche Kitzaufzucht nicht an Bock-Territorien gebunden, sofern genügend Nahrung zur Verfügung steht. Das machen Beobachtungen in Ackerlandschaften ebenso deutlich, wie Beobachtungen aus dem Hochgebirge (Kurt 1968, v. Bayern 1975), wo manche Rehgeißen mit ihren Kitzen quasi dem Frühling von den tieferen in die höheren Lagen folgen und wo viele Böcke in ihren bereits im Vorfrühling an den Hangfüßen begründeten und verteidigten Territorien zur Brunft keine Weibchen vorfinden und ihnen dann offenbar nachsteigen (Kurt).

#### 4.2.4.4 Überschneidungen der „Sommer"-Homeranges von Jährlingen und nicht territorialen Böcken mit den Kitz-Aufzuchtgebieten

Die Kitz-Aufzuchtgebiete im Rehgatter liegen, wie im vorigen Kapitel erwähnt, fast alle innerhalb von Bock-Territorien und zwar meistens in deren „besten" Teilen, was die Struktur der Pflanzendecke mit Nahrungsangebot und Unterschlupfmöglichkeiten anbetrifft. Im Sommer überlappen sich die Homeranges von nicht territorialen Böcken und Jährlingen — im folgenden als „Jungböcke" zusammengefaßt — mit diesen Aufzuchtgebieten nur teilweise und oft nur am Rande. Diese unterlegenen Jungböcke weichen großenteils vor den territorialen in, von der Struktur der Pflanzendecke her, wenig geeignete Biotope aus. Wo territoriale Böcke fehlen, drängen sich Jungböcke dagegen in günstige Biotope, auch wenn dort eine Geiß ihre Jungen führt. Abbildung 28 versucht, die Belastung der Aufzuchtgebiete durch „Jungböcke" qualitativ wiederzugeben.


1972
1973
1974
1975

Um die Zusammenhänge quantitativ zu fassen, wurden Flächenanteile ausgezählt. Hierzu schien es zweckmäßig, die 1-ha-Quadrate der Karten-Vorlagen weiter zu unterteilen in 0,25-ha-Quadranten, um für eine statistische Bearbeitung ausreichendes Zahlenmaterial zu erhalten. Beurteilt wurde nun die Anzahl Homeranges von „Jungböcken", die sich in jedem Quaranten überschnitten. Berechnet wurde dann der Prozentanteil mit je null bis fünf „Jungböcken" pro Quadrant, bezogen jeweils auf die gesamte Gatterfläche, auf die Gesamtfläche der Kitzaufzuchtgebiete[18]) und auf die Fläche außerhalb der Kitzaufzuchtgebiete. — Eine Übersicht über die auf diese Weise erhaltenen Ergebnisse bieten Tabelle 18 und Abbildung 29.

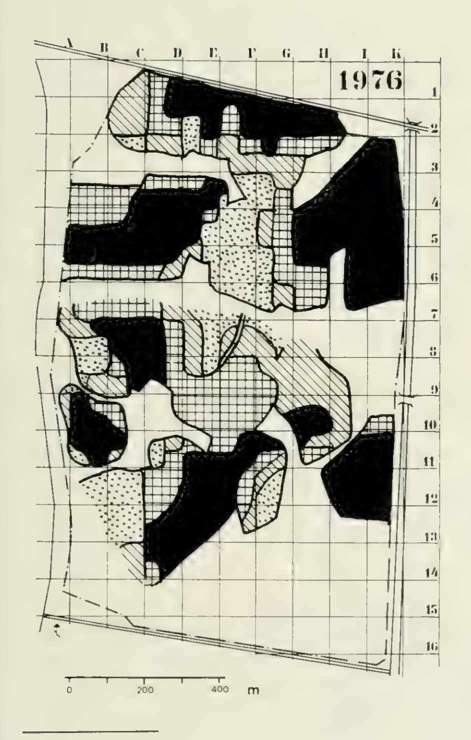



Abb. 28: Die Zahl der „Jungböcke" (Jährlinge und ältere Nicht-Territoriale-Böcke) in Kitzaufzuchtgebieten bleibt — dank des Wirkens der Territorialen Böcke — relativ gering, obwohl es sich um die günstigsten Rehbiotope handelt. — Rehgatter, Sommer 1972 bis 1976. (Erläuterungen im Text. Zahl der vorhandenen Jungböcke vgl. Tab. 18). — Aufzuchtgebiet ohne Jungböcke: schwarz; mit 1 Jungbock: kreuzschraffiert; mit 2 Jungböcken: schraffiert; mit drei und mehr Jungböcken: gepunktet.

[18]) Unabhängig von der Zahl der sich dort überschneidenden Weibchengebiete.

Tabelle 18

Überschneidungen der „Sommer"-Homeranges von Jährlingen und nicht territorialen Böcken („Jungböcken") mit den Kitz-Aufzuchtgebieten. Auszählung von 0,25-ha-Quadranten. Rehgatter 1972—1976.

| Sommer | | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | Durchschnitt |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Gesamtfläche der Aufzuchtgebiete (ha) | | 45 | 60 | 65 | 79 | 75 | 65 |
| Anzahl vorhandene „Jungböcke" | | 16—9 | 16—14 | 19 | 24—21 | 25 | 17,6 |
| Prozent der Aufzuchtfläche mit gleichzeitiger | 0 | 24 | 33 | 24 | 30 | 49 | 32 |
| Anwesenheit | 1 | 34 | 27 | 41 | 35 | 28 | 33 |
| von „Jungböcken" | 2 | 21 | 29 | 24 | 20 | 15 | 22 |
| (Anzahl): | ≥ 3 | 21 | 11 | 11 | 15 | 8 | 13 |

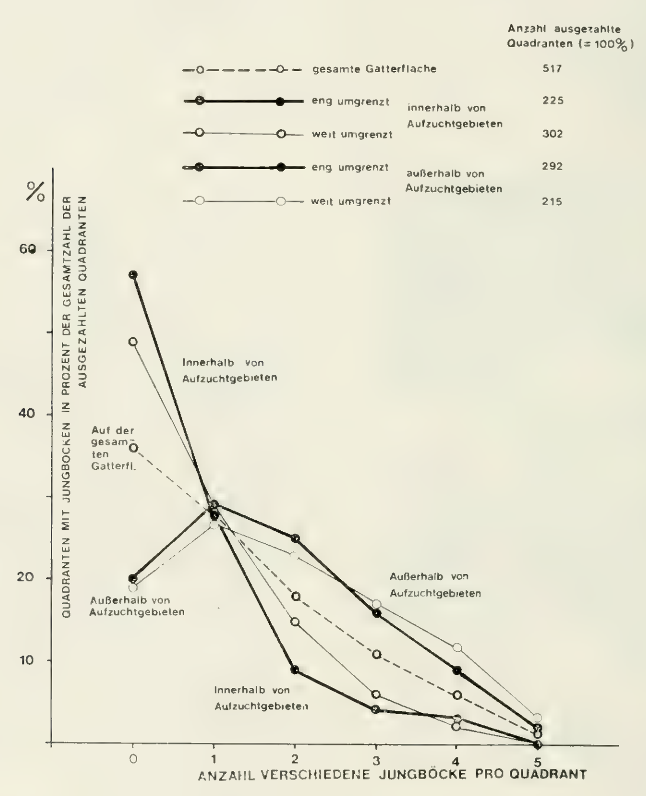



Abb. 29: Relative Häufigkeit von „Jungböcken" pro Flächeneinheit im Rehgatter, außerhalb und innerhalb von Kitzaufzuchtgebieten im Sommer 1976 (vgl. Tab. 18).

Im Durchschnitt der fünf Beobachtungssommer hält sich auf dem größten Teil der Aufzuchtfläche (65 %) keiner oder nur ein „Jungbock“ auf. Zwei und mehr sind nur auf dem kleineren Teil der Fläche (35 %) zu beobachten.

Die Verdrängung der „Jungböcke“ nimmt mit steigender Wilddichte von 1972 bis 1976 sogar noch zu. Abb. 29 veranschaulicht diesen Verdrängungseffekt für das letzte Beobachtungsjahr[19]).

Die Abweichung der Häufigkeitsverteilung der Jungböcke innerhalb und außerhalb der Kitzaufzuchtgebiete von der Verteilung im gesamten Gatter ist nach beiden Richtungen hin signifikant. Von fünf „Jungböcken“ war das „Sommer“-Homerange 1976 nicht genügend genau festzustellen. Diese Böcke konnten jedoch in den intensiv überwachten Aufzuchtgebieten nur ausnahmsweise beobachtet werden. Sie müssen sich vorwiegend außerhalb aufgehalten haben. Der beschriebene Verdrängungseffekt ist also in Wahrheit noch deutlicher, als hier dargestellt werden konnte.

4.2.4.5 Weibchen-Sippen-Homeranges

Die „Sippen“-Bildung unter blutsverwandten Rehweibchen wurde im vorliegenden Bericht bereits mehrfach angesprochen. Im Gegensatz zu „Familien“, in denen auch Böcke eine Rolle spielen, seien hier als „Sippen“ solche Gruppen von bestimmten Rehweibchen bezeichnet, die im Herbst, Winter und bis weit in den „Frühling“ hinein häufig gemeinsam in einem „Sprung“ gesehen werden. Im Sprung führt normalerweise die älteste Geiß. Sie ist auch dominant, z. B. am Futterplatz (vgl. Geiger und Krämer 1974). Weibliche Kitze, später Schmalrehe, besetzen die untersten Plätze der Rangordnung. Böcke dominieren in den „Sprüngen“ normalerweise alle Weibchen. Das gilt auch für die meisten männlichen Kitze etwa ab Februar (vgl. auch Espmark 1969, 1974). Die Jahres-Homeranges der Mitglieder einer solchen Weibchen-Sippe überschneiden sich beträchtlich (Abb. 30), die „Sommer“-Homeranges liegen bei geringer Wilddichte mehr oder weniger eng benachbart und können sich bei höherer Wilddichte ebenfalls bis zu mehr als 50 % überlappen (Abb. 30).

Diese Verhältnisse hat bereits Kurt (1968) beschrieben und daraus auch Konsequenzen für jagdliche Eingriffe in Weibchen-Sippen abgeleitet (1970). Er vermutete eine verwandtschaftliche Grundlage für solche Sippen-Zusammenschlüsse. Diese ist nach den Beobachtungen im Rehgatter tatsächlich die Regel (Abb. 30, Abb. 31, Abb. 47).

Rehweibchen, die aus irgendeinem Grunde ihre letzte verwandte Partnerin verloren haben, versuchen oft sehr hartnäckig, sich fremden Sippen anzuschließen. Sie werden jedoch von den Sippenmitgliedern und gelegentlich auch den dazugehörigen Böcken nur widerwillig und auf Distanz geduldet, oft auch angegriffen und verjagt (Ohrmarke Nr. 20, 1972; Nr. 91, 1975; Nr. 266, 1976; ein Fall in der „freien Wildbahn“-Probefläche 1975, 1976). Andererseits schließen sich verwaiste Kitze nach

[19]) Die Kitz-Aufzuchtgebiete wurden in einer „weiten“ (siehe Tabelle 18) und in einer „engen“ Fassung umgrenzt, um den Verdrängungseffekt noch deutlicher zu machen. Bei den „eng“ umgrenzten Aufzuchtgebieten berücksichtigte ich nur die 0,25-ha-Quadranten, die innerhalb eines Bereiches mit mehr als 90 % der Beobachtungen an laktierenden Geißen lagen und ließ angrenzende Stangenhölzer unberücksichtigt. Die Gebiete von Geißen ohne Aufzuchterfolg wurden in dieser Darstellung nicht berücksichtigt.



JAHRES-HOMERANGE
SOMMER-HOMERANGE
1973
1974
1975
nix
KT
T
1
0
300m

dem Verlust ihrer Mutter ohne große Schwierigkeiten einer älteren Verwandten an, ebenso wie Mütter nach dem Verlust ihrer Kitze sich „selbstverständlich" mit den ebenfalls nicht führenden Schmalrehen ihrer Sippe zusammentun und ab Herbst in die größeren Sprünge integriert werden.

Als Ausnahme wurde im Rehgatter ein Fall beobachtet, in dem zwei nicht verwandte, aber beide verwandtschaftlich völlig isolierte, Weibchen sich zu einer neuen Sippe zusammenschlossen (Ohr Nr. 20 und Nr. 323 ab Frühjahr 1972). Hierin manifestiert sich ein Bedürfnis nach sozialem Kontakt, das vom „Einzelgänger Reh" eigentlich nicht von vornherein erwartet wurde. In freier Wildbahn dürfte Ähnliches öfter vorkommen, da durch Bejagung und andere Einflüsse die sozialen Zusammenhänge dort häufiger und stärker gestört werden können.

Das Eindringen eines isolierten Schmalrehs in eine intakte Sippengemeinschaft wird anscheinend durch „Vermittlung" des territorialen Bockes gefördert. Es wurden mehrere Fälle beobachtet, in denen sich ein Schmalreh ab spätem Frühjahr oder Frühsommer (in einem Sonderfall schon ab März) einem nicht zu ihrer „Familie" gehörenden, fremden, territorialen Bock anschloß. Im Herbst- und Wintersprung wurden sie von der dazugehörigen Weibchensippe nur widerstrebend geduldet und noch im folgenden Frühjahr gelegentlich gescheucht. Die meisten sozialen Interaktionen unter weiblichen Rehen (3.1.2) bezogen sich auf solche Fälle. Diese erschwerte Integration wirkt sich offenbar auch auf den Nachzuchterfolg solcher Weibchen aus[20]). — Nur ein einziger Fall wurde beobachtet, in dem zwei nicht verwandte (benachbarte), vierjährige Geißen einige wochenlang vor der Setzzeit mit ihren Kitzen gemeinsam und gelegentlich auch mit dem territorialen Bock, in einem Sprung zogen. Der Territoriale Bock im Gebiet der einen Geiß war im Winter gestorben und kein Nachfolger vorhanden. Ob zwischen beiden Ereignissen ein Zusammenhang besteht, ist nicht sicher zu sagen.

---

Abb. 30: Beispiele für die Homeranges nahe verwandter Weibchen im Rehgatter.
Oben: Sippe aus vier Weibchen bei noch relativ geringer Wilddichte 1973. — Die Stammmutter ist ♀▮ (Ohrmarke Nr. 360); ♀△ (131), ♀T (310) und ♀X (254) sind Töchter aus den Jahren 1970, 1971 und 1972.
Mitte: Sippe aus vier Weibchen 1974. — Die Stammutter ♀ nix (Ohrmarke Nr. 353) starb im April 1972. ♀1(104) und ♀nix (308) sind ihre Töchter aus den Jahren 1970 und 1971; ♀▯▯ (215) und ♀ KT (74) sind Töchter von ♀ 1 aus den Jahren 1972 und 1973 (vgl. Abb. 47).
Unten: Sippe aus fünf Weibchen bei relativ hoher Wilddichte 1975. — Dieselbe Sippe wie in Abb. 30 b. Eine Tochter von ♀ 1 aus 1974 starb schon im Winter 1974/75. Die erste Tochter von ♀ nix (1974) vergrößerte die ursprüngliche Sippe. Sie war gleichzeitig der Anlaß für eine deutliche räumliche Trennung in zwei Einheiten, weil zwei unter sich näher verwandte Gruppen entstanden waren.

---

[20]) Nr. 55 zog erstmals mit drei, statt mit zwei Jahren, Kitze auf. Sie bewohnte in dieser Zeit vor allem ungünstiges Stangenholz. Ihre Kitze gehörten zu den kleinsten des Jahrgangs 1976. Nr. 266 verlor ihre ersten Kitze kurz nach der Geburt. Nr. 218 verlor ihre ersten Kitze vor August. Auch bei dem in freier Wildbahn beobachteten Fall gingen die ersten Kitze kurz nach der Geburt verloren.

Der soziale Zusammenhalt unter Rehweibchen in Form von „Sippen“ ist mithin bemerkenswert streng. Diese Sippen scheinen um so stabiler je höher die Wilddichte wird (vgl. Abb. 30). Es sei der Versuch unternommen, den Zusammenhalt der Sippen zu charakterisieren durch den Abstand der geometrischen Mittelpunkte der Sommer-Homeranges. Tabelle 19 gibt diese mittleren Abstände in Metern.

Danach wird deutlich, daß Schmalrehe mit zunehmender Wilddichte auch im Sommer näher an ihre Mütter rücken, weil fremde Geißen sie anscheinend noch weniger dulden als ihre erneut Kitze führenden Mütter. Bei genügend geringer Weibchendichte (1972, 10 führende Geißen pro 100 ha Gatter) halten sich die Schmalrehe jedoch etwa gleich weit entfernt von ihrer Mutter und den beiden nächst benachbarten nicht verwandten führenden Geißen. Ein Abstand von 200 m zwischen den Homerange-Mittelpunkten des Schmalrehes und denen der nicht verwandten führenden Geißen wird offenbar nur selten unterschritten.

Zweijährige Weibchen halten in ihren „Sommer“-Homeranges einen größeren Abstand zur Mutter als Schmalrehe. Doch auch sie scheinen näher zur Mutter zu rücken wenn die Wilddichte größer wird. Noch ältere Töchter können mit ihren eigenen Töchtern zusammen neue Untergruppen bilden, die nach dem Tod der Stammmutter zu isolierten Sippen zerfallen.

Tabelle 19

Mittlere Abstände (Meter) zwischen den geometrischen Mittelpunkten der „Sommer“-Homeranges verwandter und nicht verwandter Rehweibchen. a)

| | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 c) |
|---|---|---|---|---|---|
| Mutter — einjährige Tochter | 283 | 153 | 99 | 82 | 73 |
| einjähriges Weibchen — zwei nächste, nicht verwandte führende | 304 | 233 | 170 | 267 | 232 |
| Mutter — zweijährige Tochter | b) (112) | 233 | 168 | 193 | 146 |
| erstmals gebärendes Weibchen – zwei nächste, nicht verwandte führende Geißen | b) (248) | 211 | 169 | 274 | 218 |

a) Differenzen von mehr als 40 m sind signifikant (5 ‰-Niveau). Auch die Differenz 1974 bis 1976 für Mutter — einjährige Tochter ist signifikant.

b) Verwandtschaftsverhältnisse nur bei einer zweijährigen Geiß genügend sicher.

c) Zwei „Abwanderungen“ von Schmalrehen wurden nicht berücksichtigt (Nr. 266 verlor offenbar nach der Öffnung der Sammelkammer im Februar den Anschluß an ihre Familie; eine unmarkierte Tochter, wahrscheinlich von Nr. 220, stellte sich vor der Brunftzeit um).

Auf diese Weise grenzen sich Weibchensippen durch Verhaltensweisen räumlich gegeneinander ab. Man muß in diesem Zusammenhang wohl von „Sippen-Territorien“ bei Rehweibchen sprechen. Dabei genügen offenbar wenige Begegnungen zwischen den Mitgliedern verschiedener Sippen für eine Abgrenzung, da man im Rehgatter Kämpfe, Hetzen oder Drohduelle zwischen weiblichen Rehen nur selten sah

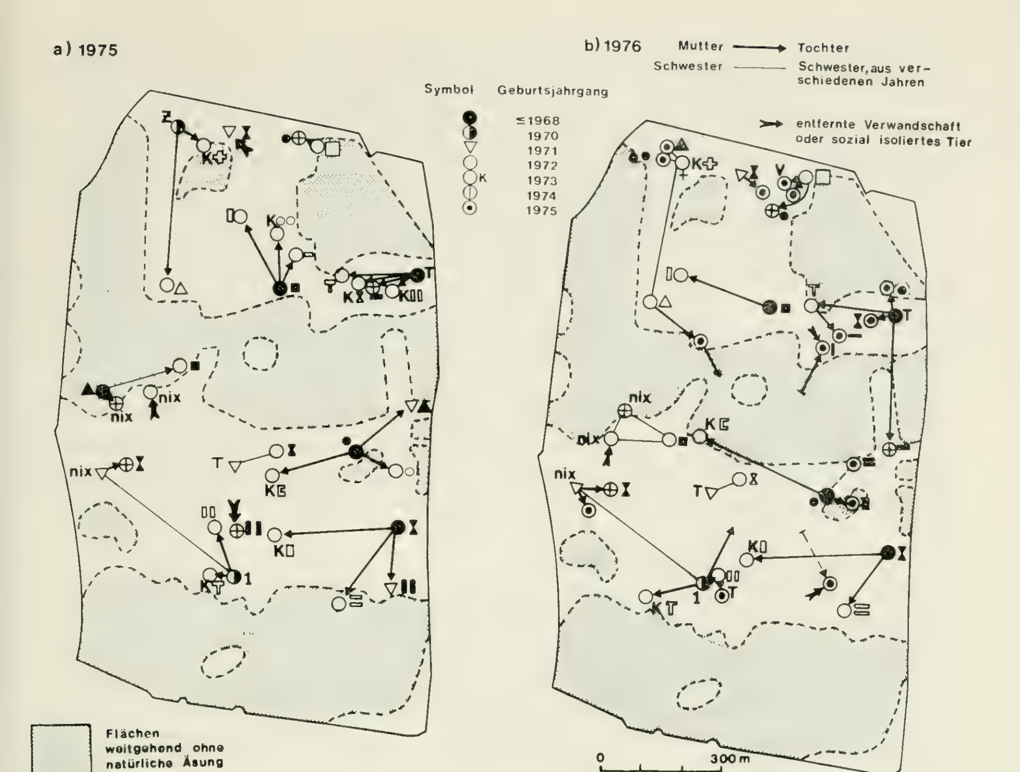



Abb. 31: Überblick über die Weibchensippen im Rehgatter 1975 und 1976 zu Beginn des „Sommers". Mutter und Tochter sind durch einen Pfeil, entfernter verwandte Weibchen durch einen Strich verbunden. Verwandtschaftlich isolierte Weibchen markiert ein dicker Hinweispfeil. — Die schattierte Fläche ist praktisch ohne natürliche Nahrung für Rehe.

(3.1.2), dann aber vorwiegend zwischen nicht verwandten Geißen. — Markierungshandlungen wie bei Böcken wurden bei Rehgeißen nicht beobachtet, sofern man nicht spekulativ etwa das Harnlassen grundsätzlich als Markierungshandlung interpretieren will.

Doch verfügen laktierende Rehgeißen im Vergleich zu Schmalrehen und nicht Kitze führenden Weibchen über eine wesentlich stärkere Duftproduktion, vor allem der Interdigitaldrüsen zwischen den Hinterzehen und der Hautdrüsen am Kopf[21]). Ähnlich stark unterscheidet sich die Duftproduktion zwischen territorialen Böcken und nicht territorialen bzw. Jährlingen. Orientierende gaschromatographische Analysen[22]) ergaben diese deutlichen quantitativen Unterschiede. Die Interdigital-Düf-

---

[21]) Bei der Metatarsaldrüse ergaben sich zwar geschlechtsspezifische, aber keine weitergehenden sozialen Unterschiede.

[22]) Durchgeführt von Dr. Ben Burger, Universität Stellenbosch, Republik Südafrika, wofür ich ihm herzlich danke. Die Untersuchungen werden z. Zt. ausgebaut.

te von Böcken und Geißen sind verschieden, auch individuelle Unterschiede zeichnen sich ab. — Im Gegensatz zu Böcken wurden bei weiblichen Rehen bisher keine klaren Reaktionen unterlegener Tiere an der frischen Fährte einer laktierenden Geiß beobachtet. Dies mag aber, bei den stabilen sozialen Verhältnissen im Rehgatter, durchaus auf Mangel an (Beobachtungs-)Gelegenheit beruhen.

Die Überlappungen zwischen solchen „Sippenterritorien" sind selbst im Sommer deutlich größer als unter den Territorien der Böcke. — Im Herbst und Winter gibt es zwischen den Sippen-Homeranges verschiedener Sippen weite Überschneidungen, so daß die Nutzung günstiger Nahrungsquellen durch verschiedene Sippen-Sprünge möglich wird. Doch gehen sich offenbar die Wintersprünge beim Besuch derselben Örtlichkeiten, falls möglich, zeitlich aus dem Wege: sie lösen sich an günstigen Orten gegenseitig ab, wie es schon Eiberle (1962, 1967) beschrieb.

### 4.3 Die Bedeutung des Homerange-Verhaltens für die Populationsdynamik

Eine Zusammenschau mancher Aspekte des Territorial- und Homerange-Verhaltens im Hinblick auf ihren Bezug zum Nahrungserwerb und zum Fortpflanzungserfolg scheint angebracht, obwohl Vorgriffe auf spätere Kapitel unvermeidlich sind.

#### 4.3.1 Die Bedeutung der Bock-Territorien

Welche Vorteile bietet das Territorialverhalten für die Böcke selbst und für die Population?

Für den territorialen Bock sind einige Vorteile deutlich: nur ihm ist es erlaubt, sich fortzupflanzen. Von 88 beobachteten Brunfttreiben im Rehgatter in fünf Sommern waren 85 mit territorialen Böcken[23]). Dies begrenzt den Genfluß unter natürlichen Bedingungen auf wahrscheinlich besonders gebietsangepaßte Bahnen (vgl. Stern und Tigerstedt 1974, Wilson 1975). Die „Fitneß" (im genetischen Sinne) des territorialen Bockes ist somit überragend.

Es gibt mehrere Beobachtungen von Geißen, die einen bestimmten territorialen Bock in der Brunft aktiv aufsuchen. Andere Geißen zogen einem „interessierten" Jungbock einen Territorialen vor. — Einen ungewöhnlichen Fall des Beschlags derselben Geiß durch drei verschiedene Böcke innerhalb weniger Minuten schilderte v. Bayern (1975).

Territorialverhalten verringert die Gefährdung durch Brunftkämpfe, bei denen die üblichen „Konventionen", die sonst vor Verletzungen weitgehend schützen, oft nur ungenau eingehalten werden. Es verringert ebenfalls die Gefährdung durch physischen „Streß", wie stets, wenn die Rangordnung klar ist. Die Energieversor-

---

[23]) Die Ausnahmen betreffen: 1. einen gut entwickelten Jährling 1972 (geringe Wilddichte!) der sich intensiv mit einem Schmalreh beschäftigte, das von außerhalb des Gatterzaunes anscheinend dringend Kontakt suchte; 2. einen vierjährigen, noch nicht territorialen Bock 1973, der im Gebiet eines sehr alten, noch territorialen Bockes eine nicht in dieses Gebiet gehörende Altgeiß trieb und beschlug, während der alte Territoriale sich gerade mit einer anderen Geiß beschäftigte. Als er jedoch den vierjährigen treibenden Bock zu Gesicht bekam, unterbrach er sein eigenes Brunfttreiben, stürzte aus 80 m Entfernung heran und verjagte den Bock. Die fremde Geiß flüchtete ebenfalls; 3. einen gut entwickelten Jährling 1976, der ein etwa 10 bis 12 kg schweres weibliches Rehkitz nach dem üblichen Ritual trieb. Er wurde vom zuständigen Territorialen verjagt, der dann nach kurzer Analkontrolle und „versuchsweisem" Treiben das weibliche Kitz verließ.

gung eines aktiv brunftenden Bockes scheint ohnehin stark angespannt (2.2.3). Unterlegene, namentlich Jungböcke, werden auf diese Weise vor entwicklungshemmenden vorzeitigen Energieausgaben bewahrt.

Alle diese Funktionen würden ebenfalls gewährleistet durch eine eindeutige persönliche Rangordnung zur Brunftzeit, wie sie von manchen nicht territorialen Arten beschrieben ist, z. B. von Rotwild (Bützler 1972), von Gams (Schröder und Knaus 1975), von Dickhornschafen (Geist 1971) und von Steinböcken (Nievergelt 1966). Es würde also zur Nutzung der beschriebenen Vorteile ausreichen, wenn Böcke etwa Anfang Juli, kurz vor der Brunft, territorial würden, zu einer Zeit, da sie am Ende der Sommerfeistzeit gewissermaßen auf der Höhe ihrer Kraft stehen.

Ältere Rehböcke markieren und verteidigen ihre Territorien jedoch bereits ab Ende Februar und dann besonders intensiv im Vorfrühling, also zu einer Zeit, die durch das geringste natürliche Nahrungsangebot im Jahreslauf gekennzeichnet ist. In dieser Jahreszeit ist der durch Umherlaufen und Markierverhalten gesteigerte Energiebedarf (2.2.3, 3.1.1) wohl nicht immer leicht zu befriedigen. Bei günstigen Ernährungsbedingungen beginnen denn auch die Böcke mit dem Markieren ihrer Territorien um Wochen früher (Rehgatter) als bei weniger günstigen („freie Wildbahn"). — Also ein „Überleben nur der Besten"?

Territoriale Nachbarn kennen sich normalerweise aus dem Vorjahr. Ihre Kämpfe sind meist wenig heftig und bestätigen in der Regel nur die alten Grenzen. Die bereits seit längerer Zeit territorialen Böcke haben ihr Gebiet im März schon markiert, wenn die erstmals territorial werdenden Böcke mit entsprechendem Verhalten erst richtig beginnen (Abb. 18). Solche Böcke können sich deshalb nur dort festsetzen, wo Platz ist, also außerhalb des bisher besiedelten Gebiets oder dort, wo ein bisher Territorialer ausgefallen ist.

Das Territorialverhalten scheint demnach so weit gegen den Winter zurück verschoben zu sein, wie aus energetischen Gründen irgend möglich. Dadurch wird gewährleistet, daß der territoriale Bock Jahr für Jahr dasselbe Gebiet besetzen kann. — Das ist aber für die Population nur dann sinnvoll, wenn der territoriale Bock persönlich von Bedeutung ist. Es ließe sich nämlich auch ein System vorstellen, in dem der „stärkste" Bock jedes Jahr neu nach entsprechenden Kämpfen auch das „beste" Territorium bezöge. Dies trifft aber für Rehe nicht zu, obwohl das System sicher nicht unvorteilhaft wäre.

Die jüngeren Böcke beginnen mit ihrem Territorialverhalten in einer Zeit, in der in einem Laub- oder Laubmischwald erstes Grün der Frühjahrsblüher auf großer Fläche erscheint. Bis sie mit entsprechendem Verhalten beginnen, werden sie jedoch vom Territorieninhaber geduldet. Auf diese Weise ist der auswandernde Jungbock in der Fremde nicht auch noch zusätzlichem Hunger-„Streß" ausgesetzt. Der junge Bock erhält also Gelegenheit, „in Ruhe" ein Gebiet zu finden, in dem er sich festsetzen kann und das ihm auch im Sommer, bei geschlossenem Blätterdach, Nahrung bietet.

Wenn sich das Blätterdach des Laubwaldes schließt, ist der Höhepunkt des Territorialverhaltens bereits überschritten. Stattdessen hat die Setzzeit ihren Höhepunkt erreicht. Der territoriale Bock hat zu dieser Zeit den zu ihm gehörenden Geißen ein konkurrenzarmes Gebiet geschaffen, in dem sie dies Nahrungsangebot optimal nutzen können (Abb. 29). Damit erhöht er aber (siehe spätere Kapitel) die Überlebenschancen der (normalerweise) von ihm selbst gezeugten Kitze kurz nach der Geburt und verbessert ihre Entwicklungsmöglichkeiten. Denn der Nahrungsbedarf hoch-

trächtiger Geißen steigt in den letzten vier bis zwei Wochen vor der Geburt und der Bedarf laktierender Geißen an besonders leicht verdaulicher Nahrung ist gewaltig (2.1.4). — Der Bock selbst trägt durch seine Drosselung des Territorialverhaltens, und damit Reduktion seines Energiebedarfs, zu diesem Zeitpunkt zum allgemeinen Zusammenhang, nämlich den Großteil der zugänglichen Nahrung der führenden Geiß zukommen zu lassen, weiter bei.

Insofern „sorgt" ein territorialer Bock wohl optimal für das Überleben und Wohlergehen seiner Nachkommen.

In dieses Konzept passen gut die Ansätze von „Familien"-Bildung, über die berichtet wurde, d. h. die Fälle einer persönlichen Beziehung zwischen dem territorialen Bock und „seiner" Geiß mit ihren Nachkommen. Auch der Kitz-Aufzuchterfolg ist in Aufzuchtgebieten, die sich vollständig innerhalb eines einzigen Bockterritoriums befinden, im Rehgatter deutlich erhöht im Vergleich zum Aufzuchterfolg in Gebieten, die sich mit den Territorien mehrerer Böcke überschneiden oder teilweise außerhalb von Territorien liegen (4.2.4.3).

Alle diese Beobachtungen sprechen dafür, daß sich das Reh als Säugetier-Spezies in einem Lebensraum entwickelte, in dem solche Anpassungen nötig und erfolgreich waren. Dieser ist dadurch charakterisiert, daß gerade zur Säugezeit auf den wenigen „Licht-Inseln" im Wald, für Rehwild erreichbarer Jungwuchs als Nahrung nur auf begrenzter Fläche zugänglich ist.

Die Tatsache, daß Rehweibchen in der heutigen mitteleuropäischen Kulturlandschaft offenbar nicht immer an das vorhandensein von Bock-Territorien und bei der Aufzucht ihrer Kitze oft nur undeutlich an „ihren" Bock gebunden sind, darf wohl als Zeichen für die günstigen Lebensbedingungen des Rehwilds in dieser Landschaft gewertet werden.

### 4.3.2 Die Bedeutung der Weibchen-Sippenbildung

Bei geringer Wilddichte spielen Sippen (4.2.4.5) eine untergeordnete Rolle. Die sozialen Beziehungen zwischen Mutter und Tochter lösen sich weitgehend in den zwei bis drei Wochen vor der Geburt der neuen Kitze, während der Jährling die Mutter schon früher verläßt (vgl. Kurt 1968). Nicht selten begleitet ihn seine Schwester noch wochenlang. — Das Schmalreh hat also die Möglichkeit, entweder auszuwandern oder sich an der Peripherie des mütterlichen Sommer-Gebiets aufzuhalten. In beiden Fällen kann es sich einem Bock anschließen — dem jungen Auswanderer oder dem ansässigen Territorialen. Es ist so den Sommer über nicht isoliert und findet im Herbst Anschluß an einen „Sprung" bzw. wird die Begründerin eines neuen „Sprunges" in der Fremde.

Mit zunehmender Wilddichte wird die Abwanderung des Schmalrehs aus dem Heimatgebiet behindert durch nicht verwandte Nachbarinnen, die ein fremdes Weibchen nicht ohne weiteres dulden. Das Schmalreh sucht sich dann während des Sommers einen Platz, an dem es möglichst keine der führenden Geißen stört. Dieses Verhalten war im Rehgatter während des Sommers 1972 zu beobachten.

Bei weiter steigender Wilddichte scheint die Ausbildung eines „Sommer"-Homeranges, in dem das Schmalreh mit keiner führenden Geiß interferiert, unmöglich zu werden. Die soziale Intoleranz fremder Geißen dem Schmalreh gegenüber ist offensichtlich größer als die der Mutter gegenüber ihrer vorjährigen Tochter. Die Folge ist eine zunehmende Überlappung des Schmalreh-Homerange mit dem Kitzauf-

zucht-Gebiet der Mutter. Damit steigt der Äsungsdruck in den Kitzaufzucht-Gebieten.

Müssen schließlich auch die älteren Töchter mit ihren neuen Kitzen im Gebiet bleiben oder als Alternative in zur Kitzaufzucht ungeeignete Gebiete ausweichen, so dürfte die sommerliche Äsungskonkurrenz um leicht verdauliche Nahrung erheblich werden. Die natürliche Nahrung würde zwar ohne Zweifel zunächst noch für die Ernährung der Geißen selbst ausreichen, aber die erhöhten Ansprüche für die Laktation (2.2.4) sind offensichtlich für mehrere Geißen auf derselben Fläche nicht immer leicht zu erfüllen.

Darunter leiden zuerst die Kitze. Sie entwickeln sich langsamer und beanspruchen die Führung durch die Mutter länger. Als Schmalreh brunften sie später oder werden bei allzu schlechter Konstitution erst im dritten Lebensjahr erstmals brunftig (siehe spätere Kapitel). Die durch verlängerte Laktation beanspruchten Muttergeißen erreichen zur Brunftzeit nicht die optimale Kondition. Sie brunften später, ovulieren weniger, gebären im folgenden Jahr weniger Kitze zu einem späteren Zeitpunkt, usw. (siehe spätere Kapitel).

Hohe Wilddichte im Herbst und Winter belastet die Pflanzendecke weiter. Die hochwertige, leicht verdauliche Äsung ist bald fortselektiert. Zurück bleibt ein Nahrungsangebot, das zwar noch jahrelang für die Erhaltung nicht mehr wachsender Rehe ausreichen mag, Wachstum von Kitzen aber nur noch in beschränktem Maße gestattet. Innerhalb weniger Generationen nimmt deshalb die Körpergröße der Rehe ab (Ellenberg, 1974b, 1975). Die Trächtigkeitsraten sinken, die Überlebenschancen der Kitze nach der Geburt verringern sich.

Die Folge ist insgesamt eine nahrungsabhängige Selbstregulation der ansässigen Rehpopulation, wie sie in den folgenden Kapiteln näher erläutert wird. Diese Art Selbstregulation ermöglicht den älteren, an die speziellen Bedingungen angepaßten Individuen ein Überleben und arbeitet — von Katastrophenwintern abgesehen — sehr differenziert. Sie hinterläßt keine Leichen[24]) und ist deshalb dem normalen Beobachter nicht auf den ersten Blick erkennbar.

Durch die Möglichkeit zur Sippenbildung können Rehweibchen-Populationen also ausgesprochen plastisch und differenziert auf qualitative Veränderungen des Nahrungsangebots reagieren. Eine territoriale Organisation dagegen würde bei steigender Wilddichte zu einer Verkleinerung der Aufzuchtgebiete führen und damit die energetische Basis der Kitzaufzucht quantitativ in Frage stellen. Auch wäre der ohnehin stark angespannte Stoffwechsel der Geiß durch zusätzliche territoriale Aktivität belastet. Überdies würde ihre Aufmerksamkeit vom Kitz abgelenkt, wodurch dieses leichter die Beute von Raubtieren werden könnten: hungrig fiepende Kitze sind recht auffällig[25]).

Die Homeranges verwandter Geißen können sich zwar auch im Sommer beträchtlich überlappen, doch werden führende Geißen mit Kitzen erst nach der Brunft häufiger gemeinsam gesehen. „Man" geht sich offenbar im Sommer normalerweise doch

---

[24]) Umgekommene kleine Kitze werden bei den relativ hohen Temperaturen im Frühsommer rasch mineralisiert oder von Füchsen, Dachsen, Wildschweinen, usw. vertilgt (6.3.1.2).

[25]) Kurt's (1968) Beobachtung von „territorial" unverträglichen Geißen möchte ich als Sonderfall betrachten. Siehe Kapitel 4.2.4.2.

aus dem Wege. Im Herbst, Winter und bis in den Frühling hinein sieht man verwandte Geißen mit ihrem Nachwuchs jedoch regelmäßig beisammen. Nicht immer sind alle Mitglieder beieinander, größere „Sprünge" können sich auflösen oder wieder bilden (vgl. STRANDGAARD 1972). Fremdlinge werden jedoch nicht ohne weiteres zugelassen. — So zeichnen sich auch im Winter Anklänge an verteidigte, aber nicht markierte Sippenterritorien ab, wie sie z. B. von MILLER (1974) für Weibchensippen des nahe verwandten nordamerikanischen Black-tailed deer *(Odocoileus hemionus columbianus)* beschrieben wurden. Dies Verhalten mag bestimmten Rehsippen in bestimmten Gebieten das Überleben des Winters mit seinem schmalen Nahrungsangebot erleichtern — solange die Wilddichte nicht zu hoch ist.

Eine langdauernde Beziehung zwischen Mutter und Kind, wie sie in Sippen — im Gegensatz zur territorialen Organisation — möglich ist, ist die Grundlage für die traditionelle Weitergabe von Kenntnissen, die sich in einer speziellen Umweltsituation bewährt haben. Über die Vermittlung von Nahrungstraditionen wurde früher berichtet (ELLENBERG 1974 a, 1975; vgl. auch VOSER-HUBER und NIEVERGELT). Auch Vertrautheit oder Scheuheit ist anscheinend anerzogen.

Im Spätwinter 1974 wurden im 15-ha-Gehege „Umgriff" 34 von 46 vorhandenen Rehen erlegt und 4 Stück Fallwild gefunden. Sieben bis acht Tiere überlebten die Aktion, darunter drei erwachsene Geißen und vier bis fünf vorjährige Kitze. Diese Tiere und ihre Nachkommen waren noch nach zweieinhalb Jahren, im Herbst 1976, dermaßen scheu, daß sie mit herkömmlichen Methoden wie Ansitz und Pirsch kaum bejagbar waren, obwohl in der Zwischenzeit im „Umgriff" keinerlei menschliche Störungen vorkamen und auch nicht gejagt wurde. — Die Geiß Nr. 325 im „Rehgatter" ließ sich nie in einer Falle fangen und hat vermutlich keinen der Futterautomaten regelmäßig besucht. Sie wurde als Kitz im ersten Lebenswinter im eingezäunten Kohlacker gegriffen. Nur eines von ihren sieben aufgewachsenen Kitzen wurde im Laufe von vier Wintern gefangen. — Die Geiß Nr. „Null" war die mit Abstand am seltensten beobachtbare „ältere Geiß" im Rehgatter. Ihre Tochter, Nr. 321, fiel gleichermaßen in ihrer Jahrgangsklasse auf, ebenso, wenn auch in geringerem Maße, weitere Kinder späterer Jahrgänge. — Für Vertrautheit als Tradition geben andererseits viele „Stadtrand-Rehe" liebenswürdige Beispiele.

Kitze, die in Sippengebieten aufwachsen, werden nach dem eventuellen Tod der Mutter ab Mitte Juli anscheinend ohne große Schwierigkeiten von einer älteren Schwester, Tante oder Großmutter adoptiert. Das wirkt sich auf die Population günstig aus, denn unter begrenzten Bedingungen sind alle Jungtiere wertvoll, die die Anfangswochen überlebt haben. — Bei Geißen führt eine sehr hohe Wilddichte unter Umständen zu Tantenverhältnissen, bei denen verwandte Geißen ihre Kitze gemeinsam betreuen und nicht mehr nach Abkunft unterscheiden. Dies wurde im Rehgatter einmal als Ausnahme beobachtet und in der Rehfarm künstlich herbeigeführt.

Die Rangordnung unter verwandten Geißen sorgt dafür, daß die ranghöchsten, d. h. normalerweise die erfahrenen Alten, mit Ausnahme der nicht mehr Kitze führenden Greisinnen, in den „besten" Gebieten wohnen dürfen. Dies drückt sich z. B. in der durchschnittlichen Homerangegröße aus. Sie kann in günstigen Biotopen recht gering sein[26]). Mit zunehmendem Alter verkleinern sich die Homeranges der Weibchen zusehends (4.2.3.3). Eine Verschlechterung der Lebensbedingungen trifft auf diese Weise zuerst die für die Population und den Genfluß leichter entbehrlichen (DAWINKS 1976) jungen und sehr alten Tiere. Die Chancen für ein Überleben min-

---

[26]) Definition „Biotopqualität" siehe Kapitel 5.2.

destens einiger weniger Sippenmitglieder werden dadurch erhöht. Falls sich auch bei Weibchen eine territoriale Organisation herausgebildet hätte, wie bei Böcken, bestände kein zwingender Zusammenhang zwischen dem „Rang“ und der Eignung des bewohnten Lebensraumes.

Der Sippenzusammenhalt ermöglicht auf der anderen Seite auch wenigen unterlegenen Tieren mit dem instinktiven „Drang zu folgen“ unter verschlechterten Bedingungen ein Überleben. Das mag sich positiv auswirken auf eine Erhaltung der Variabilität des Genmaterials, die für zukünftige Anpassungen an veränderte Umwelten Voraussetzung ist.

### 4.4 Das natürliche Nahrungsangebot im Homerange und seine Nutzung

#### 4.4.1 Berechnungsversuche

Es sei nun als Beispiel der Sommerbedarf einer Idealpopulation (s. u.) von der Setzzeit bis zur Brunft (75 Tage von Mitte Mai bis Ende Juli) betrachtet. Die in den vorstehenden Kapiteln mitgeteilten Daten gestatten dem Leser aber auch Berechnungen unter abweichenden Annahmen.

Eine säugende Geiß mit zwei Kitzen braucht von Mitte Mai bis Ende Juli ca. 250 000 verdauliche Kilocalorien, ein territorialer Bock etwa 150 000, ein Jährling oder Schmalreh 135 000 verdauliche Kilocalorien (2.2.3, 2.2.4).

Das Homerange einer laktierenden Geiß beträgt ca. 6 ha, ein territorialer Bock verteidigt 11 ha (4.2.4.1, 4.2.4.2). Somit ergibt sich ein „natürliches“ Verhältnis von knapp 1:2 als Geschlechterverhältnis im reproduzierenden Bestand (6.5). — Ein Schmalreh bewohnt eine etwa gleich große Fläche wie der territoriale Bock, ein Jährling die doppelte Fläche (4.2.4). — Damit ergibt sich ein Verhältnis von Geiß zu Bock zu Schmalreh zu Jährling wie 2:1:1:0,5. Diese „Populationseinheit“ benötigt also ca. 850 000 verdauliche Kilocalorien in 75 „Sommer“-Tagen. Wenn etwa fünf der oben definierten „Populationseinheiten“ im Sommer auf je 100 ha Wald leben, also etwa 22,5 Rehe, wie es in Stammham's „freier Wildbahn“, (Ellenberg 1975) in Kalø (Strandgaard 1972), England (Bramley 1970), der Schweiz (Krämer, persönl. Mittlg. 1976) und andernorts beobachtet wurde, so benötigt diese Population 4 250 000 verdauliche Kcal.

Das Energieangebot von Waldflächen wurde in den vergangenen Jahren namentlich im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP) erforscht. Runge (1973) machte Angaben über Buchen- und Fichten-Bestände auf Bundsandstein im Mittelgebirge „Solling“ bei Göttingen und teilte auch einige Vergleichszahlen von anderen Untersuchungen mit. Grodzinski (1975 b) und Drozdz (1975 b) geben weitere Werte.

Es scheint wesentlich, darauf hinzuweisen, daß die Nettoprimärproduktion (NPP) grüner Pflanzen einschließlich der Produktion unter der Erde in erster Linie abhängig ist von der Sonnenstrahlung im Jahreslauf. Schwankungen der NPP auf einer und derselben Probefläche von Jahr zu Jahr, infolge unterschiedlicher Bewölkungsgrade, sind größer als die Unterschiede zwischen der NPP von benachbarten Buchen- und Fichten-Beständen sehr verschiedenen Alters im selben Jahr. Auch Wiesen und Äcker erreichen auf benachbarten, ökologisch vergleichbaren Flächen eine ähnliche NPP, wie die Waldflächen, falls sie ausreichend gedüngt werden. Die oberirdische „stehende Masse“ (standing crop) ist jedoch auf den einzelnen Probeflächen durchaus verschieden (Runge). Die jährlich produzierte „Grünmasse und Streu“

weist wiederum in den verschiedenen untersuchten Probeflächen im Wald recht ähnliche Werte auf (147 bis 172, im Mittel $160 \times 10^5$ Kcal pro Jahr und Hektar), während Wiesen und Acker-Probeflächen mit unterschiedlicher Düngung bis zu zweieinhalb bis dreimal so hohe Mengen produzieren, falls man sie mehrfach mäht. — Ein von DROZDZ untersuchter polnischer Buchenwald bot eine NPP an Grünmasse + Streu + Samen + Krautschicht von $149 \times 10^5$ Kcal/a. ha. — RUNGE zitierte entsprechende Untersuchungen aus Holland, England und USA, nach denen die oben genannten Werte etwa mittlere Größen repräsentieren.

Für eine Abschätzung des Verhältnisses zwischen Nahrungsangebot und Nahrungsbedarf für Rehwild sei im folgenden von einer mittleren jährlich produzierten Grünmasse um $160 \times 10^5$ Kilocalorien pro Jahr und Hektar Wald ausgegangen, wie sie oben als Mittelwert für mitteleuropäische Waldparzellen hergeleitet wurde.

Bis Ende Juli sei 90 % der Nettoprimärproduktion des laufenden Jahres erreicht, also 14 400 000 Kcal/ha. Davon seien im Durchschnitt sechs Prozent[28]) zugänglich, also 864 000 Kcal/ha. Diese NPP sei zu durchschnittlich 70 % verdaulich (2.1). — Damit stünden im Sommer pro Hektar 605 000 verdauliche Kilocalorien zur Verfügung, das sind 60 500 000 für Rehe erreichbare, verdauliche Kilocalorien pro 100 ha Wald.

BOBEK, BOROWSKI und DZIECIOLOWSKI (1975, zitiert nach BURSCHEL 1977) haben die dem Wild erreichbare pflanzliche Trockenmasse pro Quadratmeter in vier polnischen Waldtypen, differenziert nach je vier Altersklassen, im Sommer und Winter gemessen. Wenn man ihre Angaben mit dem Faktor 4,3 in Kilocalorien umrechnet und die Altersklassen proportional berücksichtigt, so erhält man ein erreichbares verdauliches Nahrungsangebot zwischen 32 und 87 Millionen Kcal/100 ha im Sommer, je nach Waldtyp. Als Mittelwert der vier Waldtypen ergibt sich ein Nahrungsangebot von 58 600 000 Kcal/100 ha. Dieser Wert liegt nahe an dem — ohne Kenntnis der eben zitierten Publikation — von mir oben abgeleiteten.

Dem Nahrungsangebot steht ein Bedarf von (s. o.) 4 250 000 verdaulichen Kcal/100 ha Wald gegenüber. Die Nutzung des Angebots beträgt nach den obigen Annahmen also etwa sieben Prozent und ist damit bereits bemerkenswert hoch (s. u.).

Angenommen eine „Populationseinheit" bewohnte ein günstiges Gebiet von 10 ha Fläche, auf der 20 % der NPP zugänglich seien. Dann steht einem Bedarf von 850 000 ein Angebot von 20 160 000 verdaulichen Kcal gegenüber. In diesem Falle beträgt die Nutzung 4,2 %. — Wäre alle NPP an „Grünmasse" (s. o.) auf dieser Fläche erreichbar, so müßte mit einer Nutzung von ca. 0,8 % gerechnet werden.

### 4.4.2 Diskussion

Diese Nutzungsgrade scheinen auf den ersten Blick recht niedrig zu sein. Im Vergleich mit dem Nutzungsgrad anderer Pflanzenfresser in mitteleuropäischen Laub- und Mischwald-Ökosystemen können sie jedoch als normal, wenn nicht sogar als hoch, gelten (vgl. auch TISCHLER 1976). Gelbhalsmäuse *(Apodemus flavicollis)* nützen 2 %, Rötelmäuse *(Chlethrionomys glareolus)* 4 % des erreichbaren Nahrungsangebots im dreijährigen Durchschnitt. Die Probefläche war ein Buchenwald in Polen (DROZDZ 1975 b). — Phyllophage Insekten im Buchenwald („Sollingprojekt") nut-

---

[28]) Bei einer forstlichen Umtriebszeit von 100 Jahren muß jährlich im Durchschnitt 1 % der Fläche verjüngt werden. Diese Verjüngungsflächen seien fünf Jahre lang voll attraktiv für Rehwild. Auf den übrigen 95 % der Fläche sei in Anlehnung an EBER (1974) nur ca. 1 % der NPP für Rehe zugänglich (vgl. ELLENBERG 1974a).

zen 3,5 bis 4,9 % des Angebots (Funke 1973, 1977). Remmert (1973) gibt weitere Beispiele, die sich in ähnlichem Rahmen bewegen. — Bobek et al. (1974) schätzen für einen polnischen Linden-Hainbuchenwald eine durchschnittliche Jahresnutzung von 4,4 % der erreichbaren NPP durch Rehe, bei einer Populationsdichte von, durch „Drückjagd-Zählung" ermittelten, ca. 13 Rehen pro 100 ha. In großflächigen Eichenkulturen war bei einer ähnlichen Wilddichte die winterliche Nutzung durch Rehe 15 %. — Daß die Nutzung des im Winter zur Verfügung stehenden Nahrungsangebots an „Holz und Rinde" durch Rehwild im Wald lokal wesentlich höher sein kann, wurde früher erörtert (Ellenberg 1974 a, b).

Bei den obigen Berechnungsversuchen bleiben viele Zusammenhänge unberücksichtigt. Sie können deshalb nur als Anhalt dienen. — Pflanzen werden meist durch nicht letalen Verbiß, ebenso wie durch Mähen, zu zusätzlicher Produktion in für Rehwild erreichbarer Höhe stimuliert. — Ebenso blieb unberücksichtigt, daß Rehe, wenn irgend möglich, die leichtest verdaulichen Pflanzenteile selektieren, mit Verdaulichkeiten um 85 Prozent. Diese sind jedoch nur im Mai in reichem Angebot vorhanden. Später sprießende Pflanzentriebe werden deshalb intensiver genutzt als während des normalen Frühjahrs treibende. — Dazu kommt, daß abgebissene sprießende Pflanzenteile meist absterben, also nicht mehr weiter zur NPP beitragen. Ein „Happen" junges, wachsendes Grün ist nur ein Bruchteil dessen, was der abgebissene Pflanzenteil energetisch in älterem Zustand repräsentiert hätte. — Schließlich sorgt starker Verbißdruck durch Selektion für ein Überhandnehmen der wenig beliebten Pflanzenarten und mindert dadurch im Laufe von Jahren die Qualität des erreichbaren Äsungsangebots.

Die Wirkung des Insektenfraßes an Kronenblättern ist wohl als wenig bedeutend für die Funktion des „Ökosystems Wald" einzustufen. Sie ist ungefährlich für die Verjüngungsleistung, da sie künftige Streu betrifft. Durch ihre Kotproduktion beschleunigen phyllophage Insekten im Kronenraum sogar die Mineralisation in der Streuschicht (Herlitzius 1977). Eine verminderte Assimilationsleistung der Bäume ist bei nicht katastrophalem Befall gleichfalls kaum zu erwarten, da tieferliegende Blattschichten durch die Auflichtung im Kronenraum bei Insektenfraß in höheren Strahlungsgenuß kommen und besser assimilieren können (Funke 1977).

Rehe verbeißen dagegen die Regenerationsorgane des Waldes: Früchte, Keimlinge und Jungpflanzen, die auch vielen weiteren Arten als Nahrung dienen. Durch Selektion bestimmter „beliebter" Pflanzenarten und Altersstadien können sie einen bedeutenden und langfristig wirkenden Einfluß auf Waldökosysteme ausüben im Sinne einer Entmischung (vgl. Burschel 1975, 1977). Dieser Einfluß betrifft vor allem die Strauchschicht. Pflanzen der Krautschicht werden dagegen, wegen fortfallender Beschattung durch die Wirkung des Rehwildverbisses in der Strauchschicht, eher gefördert (Schmidt 1978). Jungwuchs von Bäumen wird bevorzugt abgeäst, sobald er eine Höhe von mehr als 10 bis 20 cm erreicht hat. Über ca. 120 cm Höhe ist er nicht mehr durch Verbiß, sondern allenfalls noch durch das „Schlagen" der Böcke gefährdet. Lichtholz- oder Sukzessionsarten (z. B. manche Weiden, Ahorne, Esche, usw.), die in ursprünglichen Schalenwildbiotopen wachsen, haben denn auch die Strategie entwickelt, die „gefährliche" Höhe möglichst „in einem Schuß" (Sommer) zu überwinden.

Dagegen konnten es sich Schattholzarten (z. B. Tanne, z. T. Buche) „leisten", in geringer Individuenzahl und langsam wachsend auf ihre Chance zu warten, solange sie in genügend ausgedehnten Altholzkomplexen, die Schalenwild nur geringe Mög-

lichkeiten für ein Überdauern boten, durch großen Abstand zu den Schalenwild-Zentren geschützt waren.

Eine Ausweichmöglichkeit für die Verjüngung verbißempfindlicher Baumarten bei Anwesenheit von Schalenwild waren die Moder-Beete gestürzter und verrottender Baumleichen. Bei ein bis zwei Metern Durchmesser solcher Urwaldriesen war die Verjüngung auf ihrer Oberfläche für Schalenwild unerreichbar. Erhielten die jungen Bäume schließlich Wurzelkontakt mit dem Erdboden, waren ihre Wipfel längst der Verbißzone entwachsen.

Eine kleinräumige Forstwirtschaft mit kurzen Umtriebszeiten fördert die Lebensmöglichkeiten von Schalenwild, insbesondere von Rehwild. Das Wild strahlt aus den Jungwuchsflächen in die meist nahe gelegenen und wohl aufgeräumten Altholzkomplexe — die den Namen eigentlich selten verdienen, da sie, gemessen an der physiologischen Lebenserwartung vieler Baumarten, aus wirtschaftlichen Gründen allenfalls mittelalt werden dürften — aus und verhindert dort das Aufkommen von Schattholzverjüngung. Diese ist ihrerseits gerade im Sommer besonders attraktiv, weil ihre Triebe und Blätter weniger stark und vor allem weniger rasch verholzen als die der Sonnen-Pflanzen. Damit sind sie für Rehwild leichter verdaulich als letztere.

Menschliche Maßnahmen haben deshalb zur beklagten forstlichen Entmischung gewollt und ungewollt erst die Voraussetzungen geschaffen. Sollen Schalenwild und Wald weiterhin mit- und nebeneinander bestehen, ist eine wohlabgestimmte Planung und Bewirtschaftung beider Komponenten nötig.

Angesichts der Schwierigkeiten bei der Ermittlung von Energiebedarfswerten für Rehwild verschiedener Entwicklungs- und Aktivitätsphasen und der noch größeren bei der Feststellung des (zugänglichen Teils des) Energieangebots in freier Wildbahn, können die hier aufgezeigten Zusammenhänge wohl kaum je für die jagdliche Praxis vor Ort Bedeutung erlangen.

Wissenschaftliches Interesse beanspruchen dagegen Ansätze nicht nur in Übersee (Holter et al. 1976), sondern auch in westdeutschen Forst- und Jägerkreisen (Speidel 1975). — Es wäre meines Erachtens vermessen zu glauben, man könne durch Taxierung der Pflanzendecke das zur Verfügung stehende Nahrungsangebot lokal, aber flächendeckend für Schalenwild mit sinnvollem Aufwand ermitteln. Ebenso vermessen ist wohl die Vorstellung, daß bei einfacher „Zählung" der vorhandene Rehbestand erfaßbar wäre (Ellenberg 1974 a, 1975, 1977 b), abgesehen davon, daß man bei tatsächlicher Kenntnis der Anzahl vorhandener Rehe schwerlich sagen könnte, ob diese im konkreten Fall dem Lebensraum angemessen zu hoch oder niedrig ist. — Hier hilft wohl nur die Beschränkung auf „relative" Methoden: die Pflanzensoziologie kann über das Vorhandensein oder Fehlen von verbißempfindlichen Waldpflanzen in Kraut- und Strauchschicht (z. B. Klötzli 1965, Schauer 1977, Schmidt 1978) auf den Äsungsdruck schließen. Die Wildbiologie kann die nahrungsabhängigen Populationsparameter (siehe folgende Kapitel) beim Pflanzenfresser messen, wie Körpergröße, Reproduktionsraten, Fettansatz zu definierten Jahreszeiten und andere Konditions- und Konstitutionsweiser, und auf diese Weise die Rehe selbst zum Indikator ihrer Lebensmöglichkeiten machen. Ein entsprechendes Vorgehen, das einem langfristigen Herantasten an optimale Verhältnisse entsprechen würde, ist wiederholt vorgeschlagen (Eisfeld u. Ellenberg 1974, 1975; Ellenberg 1974 c, Eisfeld 1975 c, Ellenberg u. Eisfeld 1976) bisher aber von Ausnahmen abgesehen (Gossow 1975, 1976), noch kaum ernsthaft diskutiert worden.

Als Alternative dürfte eine räumlich, z. B. auf die Fläche eines Landkreises oder Forstämterkomplexes, und zeitlich (s. u.) begrenzte, vorübergehend sehr intensive Bejagung des Schalenwildes, wie sie als Möglichkeit bereits andiskutiert wurde (Ellenberg 1977 a), in der Bundesrepublik an persönlichen und administrativen Schwierigkeiten scheitern. Falls sich diese Schwierigkeiten ausräumen ließen, wäre ein solcher Versuch jedoch wahrscheinlich geeignet, natürliche Dynamik erfolgreich zu kopieren.

Naturverjüngung bei sehr geringer Wilddichte, vorübergehend sehr gute Wildqualitäten nach neuerlicher Einwanderung und schließlich hohe Wilddichten würden zeitlich im selben Gebiet aufeinander folgen. Erneute sehr intensive Bejagung nach Ablauf von 15 bis 20 Jahren für einen Zeitraum von drei bis fünf Jahren müßte einen neuen Zyklus einleiten, falls dieser bereits erwünscht wäre. Daß dies Konzept unfreiwillig bereits großflächig erfolgreich war, beweisen die bemerkenswerten Naturverjüngungen und Mischbestände an vielen Stellen in Mitteleuropa, die während Nachkriegs- und Revolutionswirren in den vergangenen etwa 150 Jahren entstehen konnten.

Eine solche „dynamische" Behandlung von Wald und Wild nach festen Regeln, über die allgemeine Übereinkunft herbeigeführt werden müßte, bevor sie eingeführt werden können, ist aber von den z. Zt. vorherrschenden Bemühungen um einen „statischen" Kompromiß von Wild und Wald gleichzeitig am selben Ort weit entfernt. Die Lösung des „Wald-Wild-Problems" wird vielmehr gesucht in einer Intensivierung der Bewirtschaftung beider Komponenten mit dem vermehrten Einsatz von Fremdenergie. Lokale, oft kurzfristige Erfolge dieser Bestrebungen sind unübersehbar. Doch wäre die oben angedeutete ökologische Lösung des „Problems" wohl auch in diesem Fall längerfristig die ökonomische und würde überdies nicht nur jagdlich unterschiedlichsten Ansprüchen gerecht.

## 5. Die körperliche Entwicklung von Rehen mit unterschiedlichen Ernährungsbedingungen

Nachdem in den bisherigen Kapiteln gezeigt wurde, wie groß der Nahrungsbedarf von Rehen zu verschiedenen Jahreszeiten und bei unterschiedlichen Bedingungen ist, und nachdem deutlich wurde, daß und wie ein begrenztes natürliches Nahrungsangebot durch soziales und Homerange-Verhalten zwischen den Mitgliedern einer Population aufgeteilt wird, sollen in den folgenden Kapiteln die Auswirkungen verschiedener Ernährungsbedingungen auf die Gewichtsentwicklung und auf einige populationsdynamische Parameter skizziert werden. Dabei handelt es sich in erster Linie um eine Materialsammlung. Nur wenige Aspekte können ausführlicher dargestellt werden.

Aus der Zusammenschau vieler Einzelparameter, z. B. Wilddichte, Verteilung, Habitus, Altersaufbau, Geschlechterverhältnis, Gesundheitszustand, Verhalten, Konstitution, Fruchtbarkeit, Sterblichkeit und dem Zusammenfügen vieler solcher zeitlicher „Momentaufnahmen" zu einer Abfolge würde sich für das Rehgatter Stammham ein Strukturbild der Populationsdynamik ergeben. Ein solches Strukturbild, zumal einer Gatter-Population bei zusätzlicher Fütterung, ist für die Übertragbarkeit auf die Verhältnisse der freien Wildbahn von untergeordneter Bedeutung. In der vorliegenden Darstellung wird deshalb kein besonderer Wert auf seine spezielle Erarbeitung gelegt. Der interessierte Leser mag es aus den beigefügten Tabellen mit geringer Mühe selbst entwickeln.

Von größerem Allgemeinwert sind jedoch Beziehungen zwischen Einzelfaktoren. Sie lassen sich sehr weitgehend auf Freilandverhältnisse als Prinzip übertragen. Deshalb sei vor allem auf die Darstellung von solchen Zusammenhängen eingegangen.

### 5.1.1 Die Entwicklung der Föten

Die Föten von Rehen entwickeln sich nach einer Keimruhe makroskopisch meßbar etwa von der Weihnachtszeit an (STRANDGAARD 1972, WANDELER 1975, dort weitere Literatur). Die Fötengewichte nehmen gegenüber dem Gesamtgewicht des Reproduktionstrakts deutlich überproportional zu. Vor allem der prozentuale Anteil des Fruchtwassers verringert sich mit dem Fortschreiten der Trächtigkeit. Die Beziehung zwischen dem Gewicht (in Gramm) der intakten inneren Geschlechtsorgane ($\times$) und der Summe der jeweiligen Fötengewichte (y) lautet für 23 Wertpaare:

$$\log y = a \log \times + \log b; \quad \text{mit } a = 1{,}58, \log b = -2{,}64$$

bei einer Korrelation von $r = 0{,}95$.

Etwa drei Wochen vor der Geburt, also Ende April/Anfang Mai, macht die Tracht ca. ein Drittel des Lebendgewichts ohne Reproduktionstrakt, bzw. ein Viertel des aktuellen Lebendgewichts, aus (Mittel von 5 trächtigen Geißen). 15 Geißen aus der Rehfarm verloren bei der Geburt 5,7 ± 0,5 kg Gewicht (Streuung 1,7 kg), das sind etwa 24 % ihres Normalgewichts nach der Geburt. Hier ist zu berücksichtigen, daß nur der Inhalt des Uterus entleert wurde.

Die Kopfrumpflänge (in mm = y), gemessen mit Hilfe eines feuchten Fadens von der Oberlippe längs der Wirbelsäule bis zum Schwanz, am „natürlich" liegenden Fötus und die dritte Wurzel aus dem Körpergewicht (in Gramm = x) wachsen etwa isometrisch.

$$\log y = a \log x + \log b; \text{ mit } a = 1{,}02; \log b = 1{,}58$$

Diese Beziehung wurde an 40 Föten 1974 ermittelt. Die Kopfrumpflänge läßt sich leichter reproduzieren als das Gewicht, da letzteres durch schwer kontrollierbare Mengen von Fruchtblasen-Flüssigkeit verfälscht wird, besonders wenn die Föten bereits behaart sind. Deshalb eignet sich die Kopfrumpflänge besser zur Charakterisierung der Größe eines Fötus als das Gewicht.

Auffällig ist das unterschiedliche Entwicklungsstadium von Föten erstmals trächtiger und älterer Geißen zum jeweils gleichen Zeitpunkt. Die Berechnung der linearen Regression der Kopfrumpflängen (in mm = y) der Föten bezüglich der Jahreszeit (Tage nach dem 1. Januar = x) zeigt, daß die Föten erstmals trächtiger Weibchen eine bestimmte Kopfrumpflänge 13 bis 8 Tage später erreichen als dies bei Föten älterer Rehmütter der Fall ist (Abb. 32). Die Differenz wird mit fortschreitender Tragzeit geringer und ist mit p kleiner 5 % abzusichern.

Tabelle 20

Fötenwachstum (y = Kopfrumpflänge, mm) in Abhängigkeit von der Jahreszeit (x = Tage ab 1. Januar). Regression $y = ax + b$, Korrelation r.

| | Anzahl | a | b | r |
|---|---|---|---|---|
| Föten erstmals trächtiger Weibchen | 18 | 3,99 | —66,9 | 0,96 |
| Föten „älterer" Weibchen | 36 | 3,84 | —14,9 | 0,96 |

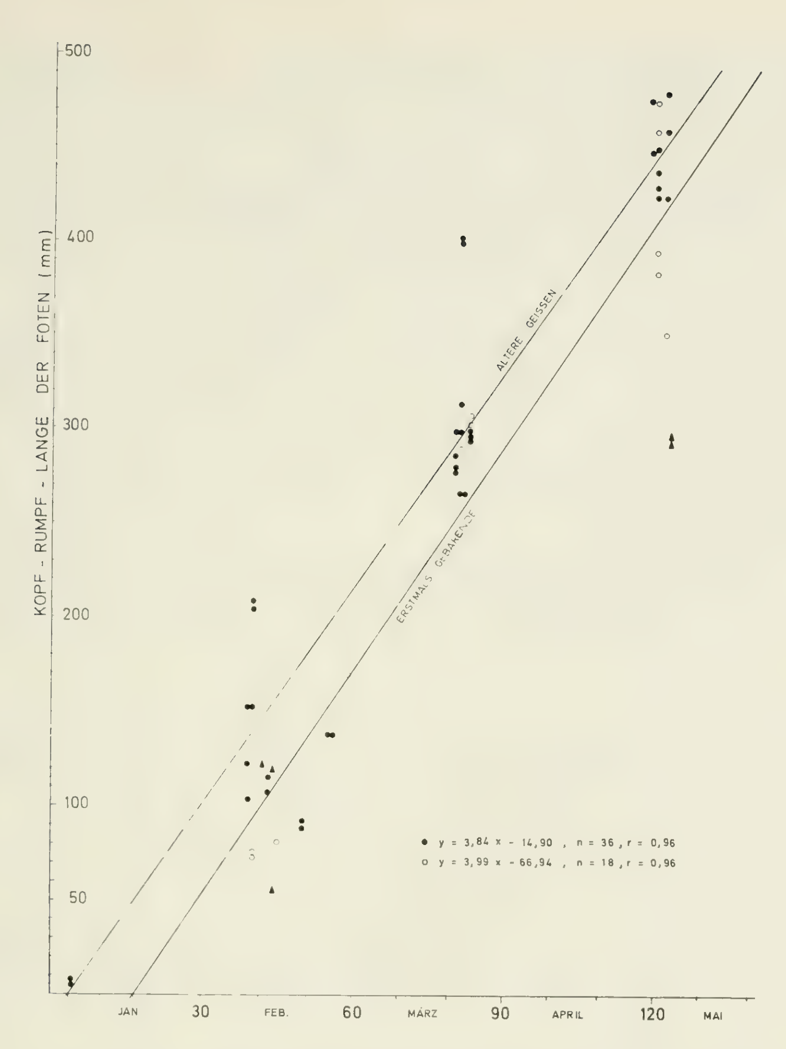



Abb. 32: Fötenwachstum bei erstmals gebärenden (offener Kreis) und bei älteren Weibchen (ausgefüllter Kreis) während der Austragezeit. Fallwild-Weibchen sind durch Dreiecke gekennzeichnet. — Die Entwicklung der Föten verläuft bei erstmals gebärenden Weibchen deutlich verzögert.

Die Geschlechter der Föten wurden bei diesen Berechnungen nicht berücksichtigt, da sonst die Datenbasis zu schmal geworden wäre. Männliche Föten sind jedoch normalerweise etwas schwerer als weibliche (5.1.2). Da erstmals trächtige Rehweibchen im Vergleich zu älteren Müttern unter gleichen äußeren Bedingungen im Durchschnitt relativ mehr männliche als weibliche Kitze gebären, entsprechen die hier aufgezeigten Unterschiede in der Fötenentwicklung Minimalwerten. In dieselbe Richtung wirkt der Umstand, daß erstmals trächtige Geißen häufiger als ältere nur

einen, statt zwei oder drei Föten tragen, Einzelkitze zur Geburt aber normalerweise schwerer sind als Zwillingskitze (5.1.2).

Mit der verzögerten Entwicklung der Föten bei erstmals trächtigen Rehgeißen läßt sich auch der gegenüber älteren Geißen um sieben bis acht Tage verspätete mittlere Geburtstermin im Rehgatter in Einklang bringen (6.6.3). Dies wiederum wirkt sich auf die Laktation der Geißen und die Entwicklungsmöglichkeiten der Kitze aus, denn die Verdaulichkeit der Nahrungspflanzen nimmt mit fortschreitender Jahreszeit ab (C. 2.1). In den von erstmals gebärenden Geißen bei hoher Wilddichte häufig besiedelten relativ ungünstigen Biotopen ist diese Wirkung noch verstärkt.

Die aufgezeigten Unterschiede in der Fötenentwicklung werden auf geringere Konstitution der erstmals gebärenden Weibchen zurückgeführt, da diese im Gegensatz zu älteren Rehgeißen während der Trächtigkeit meist selbst noch wachsen (5.2). Die Entwicklung der Föten ist von wesentlicher Bedeutung für die Überlebensraten neugeborener Kitze (6.3.1.2). Auf diese Aspekte wird später noch eingegangen. Vorerst mag die Erkenntnis genügen, daß es deutliche Unterschiede in der Entwicklung bereits der Föten gibt, die mit der körperlichen Entwicklung der trächtigen Mutter erklärt werden können.

Bei den obigen Berechnungen wurde unterstellt, daß das Längenwachstum der Föten linear mit der Zeit verläuft, wofür der Augenschein spricht. Dies dürfte in ausreichender Näherung wohl nur für einen mittleren Zeitabschnitt zutreffen, denn es ist zu erwarten, daß das Wachstum zu Beginn etwas beschleunigt, am Ende der Tragzeit aber etwas verzögert verläuft. Trotz dieser methodischen Schwäche scheinen mir die obigen Aussagen vertretbar.

### 5.1.2 Geburtsgewichte

Kleine Kitze wurden, wenn sie zur Markierung in unsere Hand kamen, normalerweise gewogen (Federwaage, auf 25 g genau). Ihre Kopfrumpflänge wurde nur ausnahmsweise gemessen. Aus der obigen Regression (Abb. 32) geht jedoch hervor, daß sie zum Geburtstermin, etwa am 140sten bis 145sten Tag ab 1. Januar, im Durchschnitt eine Kopfrumpflänge von knapp 50 cm erreicht haben. Individuelle Abweichungen können jedoch erheblich sein.

Die unten angegebenen „Eintages-Gewichte“ sind, wie Stichproben in der Rehfarm ergaben, zwischen 60 und 170 g höher als die wirklichen Geburtsgewichte — schon weitgehend abgetrocknet aber noch mit leerem Darmtrakt. Das bedeutet, daß bei Wildbahn- und Rehgatterkitzen ein etwas zu hohes Gewicht vorgetäuscht wird, da in dieser Stichprobe nur zwei wirkliche Geburtsgewichte sind (Tab. 21).

Tabelle 21

Kitzgewichte am ersten Lebenstag (Gramm)

| | | Anzahl | Mittel | Fehler | Streuung | Max. | Min. a) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Rehfarm | männl. | 12 | 1640 | 71 | 246 | 2260 | 1320 |
| | weibl. | 14 | 1509 | 60 | 223 | 1920 | 1180 |
| Wildbahn u. Rehgatter | männl. | 16 | 1642 | 50 | 201 | 2050 | 1450 |
| | weibl. | 14 | 1516 | 39 | 146 | 1875 | 1350 |

a) Ein männliches Kitz in der Rehfarm war mit 1050 g nicht lebensfähig. — Zwei weibliche Vierlingskitze aus freier Wildbahn wogen zwei Stunden nach der Geburt 1030 und 1050 g. Letzteres überlebte und wurde in der Rehfarm vier Jahre alt. — Diese drei Kitze sind in der Tabelle nicht berücksichtigt.

Weibliche Kitze sind am Tag der Geburt, statistisch gut gesichert, etwa 9 % leichter als männliche. Das gilt auch für ungleich geschlechtige Zwillingskitze bzw. -föten (Tab. 22).

Tabelle 22

Gewichtsunterschiede bei Zwillingskitzen (in Prozent, bezogen auf das weibliche, bei gleichgeschlechtigen auf das leichtere Kitz).

| | Anzahl Paare | Gewichtsdifferenz c) | Max. | Min. |
|---|---|---|---|---|
| Ungleiche Geschlechter | 23 | + 6,8 ± 1,7 | + 19 | — 11 |
| Föten d) | 16 | + 6,7 ± 1,9 | + 19 | — 5 |
| Kitze | 7 | + 7,0 ± 3,9 | + 14 | — 11 |
| gleiche Geschlechter | 26 | + 8,2 ± 1,3 | + 22 a) | 0 b) |

a) Ein Extremfall mit einer Differenz von 43 % blieb unberücksichtigt.

b) Definitionsgemäß.

c) Mittel mit mittlerem quadratischem Fehler.

d) Darunter 5 Paare nach Angaben von STRANDGAARD 1972 b.

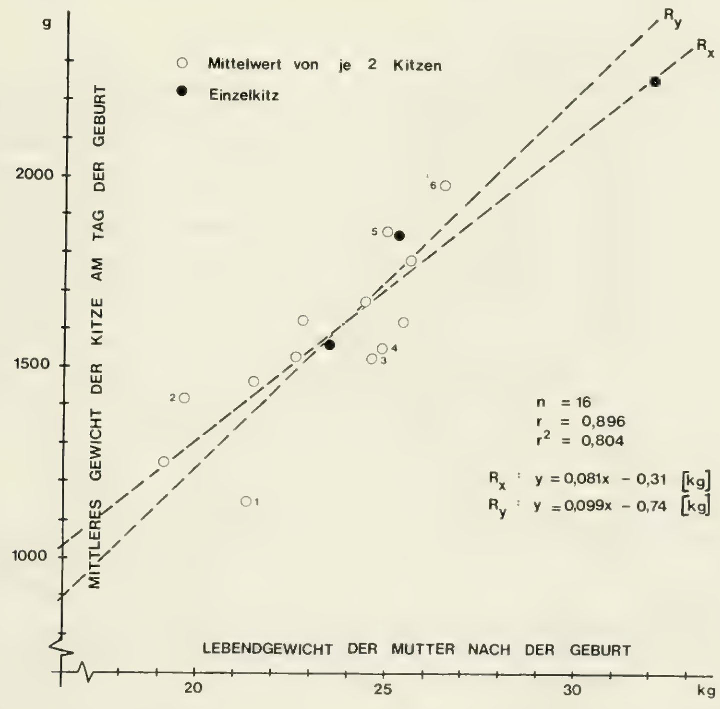



Abb. 33: Mittleres Gewicht der Zwillingskitze (ausgefülltes Symbol für Einzelkitze) am Tag der Geburt als Funktion des Gewichts der Mutter einige Tage nach der Geburt. — Daten aus der Rehfarm.

Fünf „sichere“ Einzelkitze sind am Tag der Geburt mit 1900 ± 76, Min. 1650, Max. 2100 g schwerer als Zwillings- oder Mehrlingskitze (Tab. 21).

Das Geburtsgewicht macht bei Einzelkitzen etwa 8, bei Zwillingskitzen 13 ± 0,3 und bei Drillingen etwa 18 Prozent des Lebendgewichts der Mutter nach der Geburt aus.

Die Kitze erstmals gebärender Geißen scheinen leichter zu sein als die älterer Mütter. Dies dürfte mit der normalerweise geringeren Körpergröße erstmals gebärender Mütter zusammenhängen (5.2), denn die lineare Regression der Geburtsgewichte nach dem Lebendgewicht der Mutter (wenige Tage nach der Geburt) ist mit einer Korrelation vor r = 0,90 gut gesichert. Mit jedem Kilogramm der Mutter kann das Durchschnittsgewicht der Kitze am Tag der Geburt um 80 (bis 100 g) zunehmen (Abb. 33). Größere Mütter gebären demnach größere Kitze. Die obige Regression gilt anscheinend nicht nur für Rehfarm-Rehe, denn die leichtesten lebensfähigen Kitze wiegen etwa 1050 g (Anmerkung a zu Tab. 21) und die reproduzierenden Geißen in der kleinstwüchsigen mir bekannten Population (Nürnberger Reichswald) etwa 16 bis 17 kg „lebend“.

Kraus (1975) und Wandeler (zit. nach Kraus) geben Kitzgewichte vom ersten Lebenstag aus ihren Untersuchungsgebieten mit 1880 g (n = 13, Kochelseeniederung) und 1310 g (n = 16, Kanton Bern) an. Die dazugehörigen Geißengewichte müßten nach der obigen Regression ca. 27 und 21 kg lebend betragen.

### 5.1.3 Gewichtszunahme bei Kitzen

Mit unterschiedlichen Methoden ermittelten Sägesser und Kurt (1966), Wandeler (1975), Kraus (1975) und Drescher-Kaden et al. (1972) tägliche durchschnittliche Gewichtszunahmen bei kleinen Kitzen während der Säugezeit zwischen 74 und 155 g pro Tag. — In der freien Wildbahn und im Rehgatter fand ich Zunahmen von 145 g vom 1. auf den 2. Tag, 156 g vom 1. auf den 6. Tag, 187 g vom 3. auf den 7. Tag, 192 g vom 3. auf den 12. Tag und 129 g vom 4. auf den 19. Tag. Bei der Kitzaufzucht 1972 im „Köschinger Waldhaus“ bei Stammham beobachteten wir im Wochendurchschnitt innerhalb der ersten zwei Lebensmonate bei 71 gesunden Kitzen Werte zwischen 70 (die untere Grenze ist schwer festzulegen) und maximal 207 Gramm pro Tag (Massl 1973). Stagnation oder Gewichtsabnahme gab es, außer bei kranken Kitzen, auch regelmäßig bei naßkaltem Wetter in den ersten drei Lebenswochen, bei Änderungen in der Zusammensetzung der Nahrung (z. B. erste Aufnahme von Grünfutter) und wenn die soziale Struktur der Kitzgruppen verändert oder Einzelkitze in eine andere Stallbox gesetzt wurden.

Maximaler Milchverzehr war bei dieser Kitz-Aufzucht in der letzten Juni- und den ersten beiden Juliwochen zu verzeichnen, im Wochendurchschnitt ca. 860 g pro Tag bei gleichzeitiger Aufnahme von etwa 100 g Trockenfutter (BAYWA Kaninchenfutter-Pellets) pro Tag und einer unkontrollierten noch geringen Menge frischer Laubblätter. — Eine Rehgeiß muß demnach auf dem Höhepunkt der Laktation im Durchschnitt ca. 1700 g Milch produzieren, um den Bedarf zweier Kitze zu befriedigen, vorausgesetzt, daß der von uns gebotene Milchersatz gleich gut verdaulich ist wie die Muttermilch (vgl. 2.2.4).

Diese „Milch“ war wie folgt zusammengesetzt: „BIOFIX L“ (Bayerische Milchindustrie GmbH), ein Milchpulver für Lämmeraufzucht und Lämmermast wurde zehnprozentig mit Wasser angerührt und gemischt im Verhältnis 2:1 mit ungezuckerter Kondensmilch, so daß

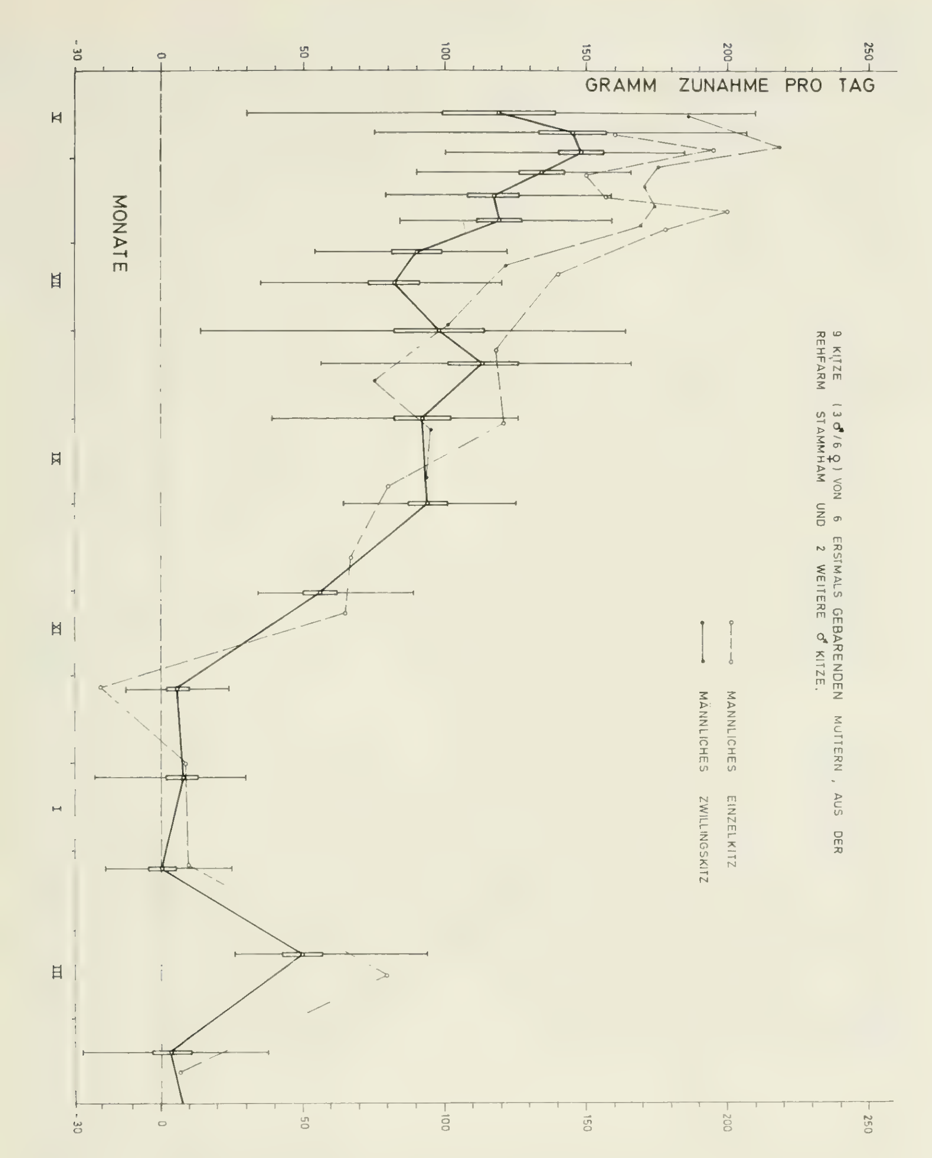



Abb. 34: Tägliche Gewichtszunahme (Gramm pro Tag, als Durchschnitt von jeweils mindestens 8 Tagen) von Rehkitzen im ersten Lebensjahr. — Die Kitze wurden von ihren Müttern ohne weitere Eingriffe in der Rehfarm aufgezogen. Im Herbst werden die Zunahmen rasch geringer. Im Winter ist fast keine Gewichtszunahme zu verzeichnen.

sich ein Gesamtfettgehalt von 5,3 % ergab. Weniger als 300—400 g dieser Milch pro Tag führte über längere Zeit zum Verhungern der Kitze.

Eine Übersicht über die tägliche Gewichtszunahme von Kitzen, die in der Rehfarm von ihren Müttern ohne unser Zutun aufgezogen wurden, gibt Abb. 34. — Der wesentliche Teil der Gewichtsentwicklung geschieht in den Sommermonaten. Ab Ende September geht die Gewichtszunahme rasch zurück und ist trotz gleichbleibend guten Nahrungsangebots von November bis Mitte Februar nahezu gleich Null. Im März fällt jedoch die relativ hohe Zunahme von ca. 50 g pro Tag auf. Sie bestätigt sich in Stichproben (Umgriff 1973) in den Rehgattern und in EISFELD's (1974 bis 1976) Stoffwechselkäfigen. Das Phänomen dürfte mit dazu beitragen, daß Fallwildverluste bei Kitzen — aber auch bei älteren Rehen — gehäuft im Spätwinter und Vorfrühling auftreten, wenn durch die länger werdenden Tage über Hormonaktivierung der Stoffwechsel intensiviert wird und bei Nahrungsmangel nicht befriedigt werden kann. In freier Wildbahn ist Ende März/April die Zeit der leichtesten Sichtbarkeit des Rehwildes. Es verläßt dann von Hunger getrieben die Deckung und sucht Äsung z. B. auf Wintergetreide- oder Rapsäckern.

Der erneute Rückgang der Gewichtszunahme zum April (Abb. 34) ist wohl durch zunehmenden „Streß" bei Gruppenhaltung in der Rehfarm zu erklären. Soziale Aktivitäten mit ihrer Motorik nehmen stark zu. In freier Wildbahn würde dadurch die Auflösung des Mutter-Kitz-Sprunges eingeleitet (KURT 1968). Wir haben die Sprünge in der Rehfarm aber erst Anfang Mai trennen können.

Depressionen der Gewichtszunahme im Alter von drei bis vier und wiederum etwa sieben bis zehn Wochen hängen wohl mit Umstellungen in der Ernährung der Kitze zusammen. Mit drei bis vier Wochen beginnen Rehkitze regelmäßig Grünfutter aufzunehmen (BUBENIK 1965, KURT 1968, ESPMARK 1969), mit sieben bis zehn Wochen erfolgt der Übergang vom „Milchkind" zum reinen „Fresser".

Obwohl die Gewichtszunahmen in den ersten Lebenswochen beträchtlich schwanken, darf man für praktische Zwecke, etwa die Berechnung von mittleren Geburtsterminen wie von SÄGESSER und KURT (1966), WANDELER (1975) und KRAUS (1975) durchgeführt, doch mit einer nahezu linearen Gewichtsentwicklung kleiner Kitze rechnen (vgl. ELLENBERG 1974 c, Abb. 1). Da in freier Wildbahn nur selten Kitze von mehr als 3500 g Gewicht bzw. mehr als 15 Tagen Alter in Menschenhand geraten (Tab. 23), dürften Fehler bei solchen Schätzungen relativ gering bleiben. Doch müssen Biotopunterschiede Berücksichtigung finden. Während man bei gutem Nahrungsangebot mit ca. 150 g und mehr Gewichtszunahme pro Tag rechnen darf, sind bei schlechten Ernährungsbedingungen wohl nur unter 100 g Zunahme pro Tag zu erwarten, wie auch bei vielen Kitzaufzuchten mit der Flasche bei Verwendung zu fettarmer Milch.

Tabelle 23

Gewicht und Anzahl gesunder Kitze aus freier Wildbahn und Rehgattern (ohne Rehfarm).

| Gewicht (g) | unter 1475 | 1500—1975 | 2000—2475 | 2500—2975 | 3000—3475 | 3500—3975 | 4000—4475 | über 4500 | Gesamtsumme |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl | 11 | 20 | 24 | 13 | 7 | 5 | 2 | 1 | 83 |

### 5.1.4 Wintergewichte von Kitzen, Winterfallwild

Bis zur Fangaktion Ende November erreichen Rehkitze bei Stammham Lebendgewichte zwischen 9,2 und 20,1 kg, in der Rehfarm bis zu 23,6 kg. Diese „vorläufigen Endgewichte" sind, außer auf die unterschiedlichen Ausgangsgewichte am Ende der Säugezeit, auch auf das kleinräumig wechselnde Nahrungsangebot im Herbst zurückzuführen. Rehkitze mit Zugang zur Fütterung (Rehgatter, Rehfarm) oder zu einer Eichelmast im Herbst oder zu Äckern mit Zwischenfrüchten, Mais, Rüben, Wintergetreide, usw. werden um mehrere Kilogramm schwerer als unter gleichen klimatischen Bedingungen aufwachsende Kitze ohne diese zusätzlichen Nahrungsmöglichkeiten (Ellenberg 1974 c). Die Anwesenheit einer Rehsippe an einem solchen Ort mit günstigem Nahrungsangebot behindert jedoch deren Nutzung auch durch fremde Rehe (4.2.4.5).

Zwischen dem 23./24. Oktober und Ende November wuchsen sechs Kitze aus dem Rehgatter noch 29 bis 83 g pro Tag, im Mittel 56 g. Zwischen Mitte Dezember und Ende Januar wuchsen 19 Kitze aus dem Rehgatter im Mittel 13 g pro Tag. Manche nahmen in dieser Zeit bis zu 24 g pro Tag ab, andere bis zu 35 g pro Tag zu. In freier Wildbahn bei Stammham wachsen die Kitze dagegen im November nur noch wenig und nehmen zum Dezember oft schon wieder ab. Dies dürfte heute für viele mitteleuropäische Gebiete die Regel sein (Ellenberg 1971), jedenfalls dort, wo wie Biotopkapazität ausgelastet ist.

Die Entwicklung der Kitze im Spätherbst ist nicht ausschließlich eine Funktion, der Biotopqualität. Denn in zwar günstigen, aber dicht besetzten Rehbiotopen, z. B. im ehemaligen Landkreis Eutin (Schleswig-Holstein) nehmen die Kitze zum Winterbeginn wieder ab, während sie in weniger günstigen aber weniger als halb so dicht besiedelten Biotopen, z. B. im ehemaligen Landkreis Flensburg (Schleswig-Holstein), ihr einmal erreichtes Gewicht zumindest halten konnten (Ellenberg 1971). Verdrängung mancher Familien in ungünstige Biotope und Übernutzung eigentlich günstiger Biotope bei hoher Wilddichte tragen zur geringen Entwicklung von Kitzen unter solchen Bedingungen bei.

Ein hohes Spätherbst-Gewicht ist aber für die Überlebenschancen des Kitzes im Winter von großer Bedeutung. Von 63 Bockkitzen und 55 Geißkitzen, die zu Winterbeginn im Rehgatter gewogen werden konnten, starben 9 bzw. 7 mit Sicherheit an natürlichen Ursachen im folgenden Winter (Durchfall wird hier nicht berücksichtigt). Sie waren im Dezember hochsignifikant leichter als diejenigen, die den Winter überlebten (Tab. 24). In den fünf Wintern 1971/72 mit 1975/76 starben 14 von 25 Kitzen, die im Dezember unter 13 kg gewogen hatten. — Außerdem gab es noch mehr Fallwild, dessen Lebendgewicht im Dezember unbekannt geblieben ist, aber ebenfalls gering war.

Bei etwa 12,5 kg Lebendgewicht liegt anscheinend eine Grenze, unter der auch in milden Klimaten die Hälfte der Kitze stirbt, vermutlich weil die Relation zwischen energieabstrahlender Körperoberfläche und möglichem Energieumsatz im Pansen bei abnehmender Verdaulichkeit der Nahrung im Winter schließlich zu ungünstig wird (Moen 1973, Eisfeld 1976). Diese Grenze dürfte in schneereicheren oder winterkälteren Gebieten höher, in milderen Gebieten, z. B. Nürnberger Reichswald, auch tiefer liegen als hier angegeben.

Dies machen jedenfalls die Untersuchungen von Ueckermann (1951) wahrscheinlich, nach denen bei mittleren Januar-Temperaturen unter —3° C — insbesondere in schlechten Rehbiotopen — die erwachsenen Rehböcke um bis zu vier Kilogramm schwerer sind als in Normalklimaten jeweils (bei gleicher „Standortwertziffer" nach Ueckermann) mit mittleren Januartemperaturen bis —2° C. Geringer entwickelte Tiere werden vermutlich bereits in ih-

Tabelle 24

Lebendgewichte von Kitzen (kg) im Dezember 1971—1976. — Rehgatter Stammham.

| | Zukünftiges Winterfallwild | | | | | Überlebende Kitze | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Anzahl | Mittel | Fehler | Max. | Min. | Anzahl | Mittel | Fehler | Max. | Min. |
| männlich | 9 | 12,0 | 0,3 | 13,0 | 9,2 | 54 | 15,3 | 0,3 | 20,1 | 9,2 b) |
| weiblich | 7 | 12,4 | 0,4 | 14,5 a) | 11,3 | 48 | 14,6 | 0,2 | 18,6 | 11,0 |
| Summe | 16 | 12,2 | 0,3 | 14,5 | 9,2 | 102 | 15,0 | 0,2 | 20,1 | 9,2 |

a) Dies relativ schwere Kitz wurde vom Fuchs gerissen, der es vermutlich im Schlaf überraschte (Fährtenrekonstruktion im Schnee).

b) Dies (und ein weiteres, nicht markiertes) sehr leichte Kitz überlebte einen relativ milden Winter durch besonderes Verhalten bei der Nahrungssuche: Es besuchte wahrscheinlich keinen der vielen Futterautomaten, sondern durchwühlte auf einem ein Jahr alten Kahlschlag die vergilbten Horste der Rasenschmiele *(Deschampsia caespitosa)*, die in ihrem Zentrum die Vegetationskegel fürs kommende Frühjahr bergen. Hier fand es von Dezember bis März die wohl leichtest verdaulichen Pflanzenteile in seinem Homerange.

rem ersten Lebenswinter eliminiert. Winterfütterung jedoch ermöglicht vielen von ihnen ein Überleben, sofern keine sozialen Hemmnisse die Fütterung für unterlegene Tiere unerreichbar machen. Die Durchschnittsgewichte solcher wintergefütterter Populationen sinken damit ab (Ueckermann, vgl. auch Strobl 1977).

Rangordnungseffekte an der Fütterung mit Wirkung auf die körperliche Entwicklung von Rehen sind bezüglich der verbesserten Geweihqualitäten dominanter, gefütterter Böcke allgemein bekannt.

Solche Rangordnungseffekte können aber bereits bei Kitzen zu unterschiedlicher körperlicher Entwicklung führen und wohl auch Auswirkungen auf die Konstitution älterer Rehe haben. Nach einer Umkonstruktion der Futterautomaten im Rehgatter im Frühjahr und Sommer 1975, so daß jederzeit zwei Individuen gleichzeitig pro Automat fressen konnten, ohne sich gegenseitig zu stören, ergaben sich signifikant höhere Dezembergewichte bei Bockkitzen im Vergleich zu weiblichen Kitzen (Abb. 35)[29]. Ein Bockkitz ist seiner Schwester normalerweise sozial überlegen (siehe auch 6.4.3.4, 6.4.3.5). Im Spätwinter dominiert es oft auch ältere Weibchen, einschließlich seiner Mutter (vgl. auch Espmark 1969, 1974; Geiger u. Krämer 1974). Auf diese Weise erhält es regelmäßigen Zugang zum Futtertrog, wenn der Mutter-Kitz-Sprung den Futterautomaten aufsucht. Wenn die Geiß gesättigt ist und abzieht, „müssen" die Kitze mitgehen, weil sie den Kontakt zur Mutter nicht abreißen lassen „wollen". Die in der Rangordnung unterlegenen Tiere erhalten auf diese Weise nur relativ wenig Futter. — Die Kitze im Rehgatter wären sicher besser gewachsen, wenn wir von Anfang an pro Futterplatz mindestens drei Tröge (oder zwei neue Automaten mit je zwei Trögen) aufgestellt hätten.

[29]) 1976 befanden sich unter den gewogenen weiblichen Kitzen drei Einzelkitze. Davon waren zwei ungewöhnlich schwer. Einige deutlich kleinere weibliche Kitze konnten zwar beobachtet, aber nicht gefangen und gewogen werden.

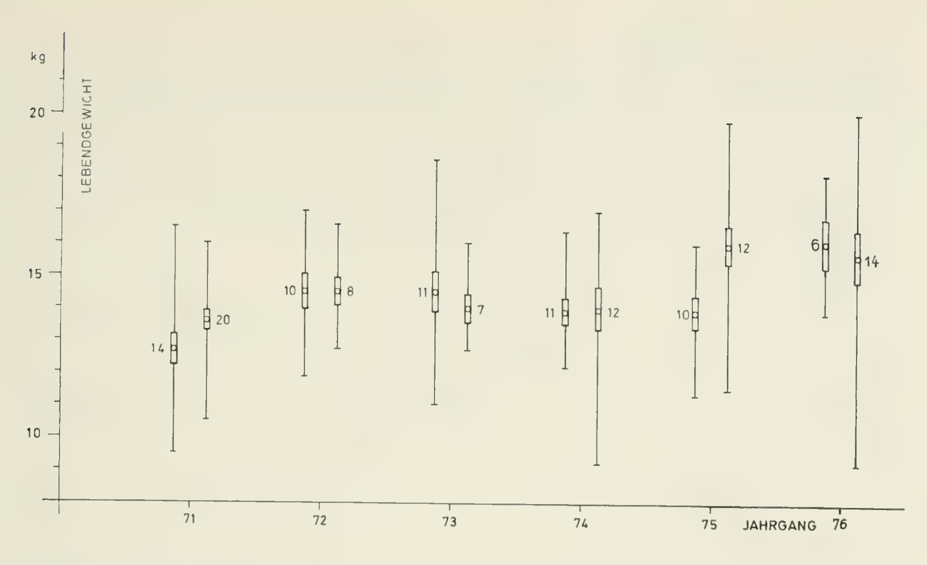



Abb. 35: Lebendgewicht der Rehkitze im Rehgatter im Dezember der Jahre 1971 mit 1976. — Erläuterungen im Text.

Bevor der kontrollierte Verdichtungsversuch (B. 1.) begann, gab es 1971 bei fast gleich hoher Wilddichte wie 1975 einen ähnlichen signifikanten Gewichtsunterschied zwischen Bock- und Geißkitzen wie 1975. Da 1971 nur 14 statt 22 Futterplätze vorhanden waren, lagen die mittleren Kitzgewichte im Dezember 1971 niedriger als im Dezember 1975.

Bei geringer Wilddichte (1972, 1973) gab es keine Unterschiede im Gewicht männlicher und weiblicher Kitze. Letztere scheinen sogar schwerer zu sein. Bei Farmrehen deutet sich an, daß weibliche Rehe mit der gleichen Menge Kraftfutter mehr wachsen oder bei Gewichtskonstanz weniger Futter brauchen als männliche (Tab. 5, vgl. Ellenberg 1975, Tab. 1; Moen 1973 p. 353). Es hat den Anschein, als bewegten sie sich weniger und brauchten deshalb auch weniger Futter-Energie. — Dieser Zusammenhang ist wahrscheinlich, im Gegensatz zu den Artefakten am Futterautomat, auf die Verhältnisse in freier Wildbahn übertragbar.

Die Abhängigkeit der Gewichtsentwicklung der Kitze von den Ernährungsmöglichkeiten wird in diesen Kapiteln besonders deutlich. Für das Wachstum von Föten und Säuglingskitzen ist das Nahrungsangebot für die Mutter entscheidend. Auch hier wirken sich über die Wahl des Homerange im Sippenverband Rangordnungsunterschiede aus. — Weitere Aspekte sind früher diskutiert worden (Ellenberg 1974 c), oder werden später behandelt (6.4.3).

## 5.2 Die Gewichtsentwicklung bei älteren Rehen

Ausgehend von dem „vorläufigen Endgewicht", das Rehkitze zu Beginn ihres ersten Lebenswinters erreichen, verläuft die weitere Gewichtsentwicklung abhängig vor allem von zwei Faktorenkomplexen. Diese lassen sich mit den Schlagworten „Biotopqualität" und „Wilddichte" charakterisieren.

Es sei kurz umrissen, was unter „guter" und „schlechter" Biotopqualität im Hinblick auf die Entwicklungsmöglichkeiten von Rehwild verstanden wird. „Gut" ist gekennzeichnet

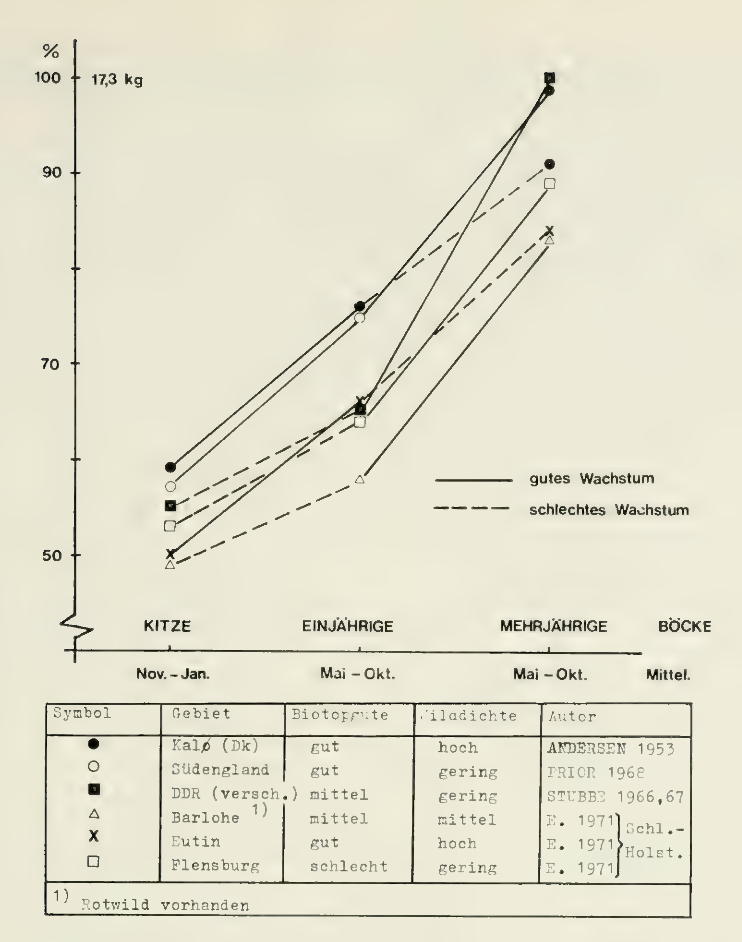
z. B. durch abwechslungsreichen Laub- und Mischwald mit vielen Verjüngungsflächen und Randlinien, durch nährstoffreiche Böden mit differenzierter Landwirtschaft. Die Landwirtschaft mag durchaus großflächig und intensiv betrieben werden, wichtig scheint, daß es sich vor allem um Äcker und Mähwiesen und nicht um Viehweiden handelt. Solange genügend Brachflächen (z. B. Wallhecken, Grabenböschungen, Feldgehölze, Terrassen-Raine, Windschutzstreifen, Moorreste, usw.) Deckung bieten, werden die Lebensmöglichkeiten von Rehen nicht wesentlich beeinträchtigt. — „Schlechte" Biotope sind durch großflächigen Nadelwald, wenig Jungwuchs und Randlinien, durch nährstoffarme Böden, wenig Äcker und viel Weideland, charakterisiert, wobei vor allem Schafweide-Gebiete als ungeeignet erscheinen (z. B. alte Marschen an der Nordseeküste).

Die „Wilddichte" wirkt sich über Mechanismen aus, die in den Kapiteln über Sozial- und Homerangeverhalten dargestellt worden sind und deren Effekte noch näher behandelt werden sollen (5.4, 6.4.3). Physiologisch maximale Gewichte, etwa 25 kg für erwachsene Böcke, „aufgebrochen mit Haupt", werden von Rehpopulationen in den verschiedensten Lebensräumen vorübergehend erreicht, solange die Wilddichte, gemessen am Nahrungsangebot oder an der Biotopqualität, noch gering ist. Sobald die wachsenden Populationen die vorhandenen Lebensräume dichter besiedeln, sinken die Durchschnittsgewichte, denn es müssen in zunehmendem Maße auch nicht optimale Habitate besiedelt werden, während gleichzeitig der Äsungdruck innerhalb der bereits von Rehen bewohnten Gebiete ansteigt. Diese Zusammenhänge wurden früher ausführlicher dargestellt (Ellenberg 1974 b, 1975). Hier seien lediglich einige Landschaften genannt, aus denen das skizzierte Phänomen belegt ist: die ackerbaulich genutzten Marschen Schleswig-Holsteins, die Insel Fehmarn, die Gemeinde Kaltern (und benachbarte Gemeinden) in Südtirol, die schottischen Aufforstungsgebiete, die Kieferaufforstungen an der jütischen Westküste, die neuen Polder in der Zuidersee (van Haaften 1968), die Karstgebiete bei Triest (Perco 1974) und viele weitere Gebiete.

In Abb. 36 sind die möglichen Einflüsse von Biotopqualität und Wilddichte auf die Gewichtsentwicklung männlicher Rehe in freier Wildbahn an Beispielen zusammengefaßt. Beim Wachstum von Kitz zum Jährling scheint die Biotopqualität, bei der weiteren Entwicklung vor allem die Wilddichte entscheidend Einfluß zu haben. Unter ungünstigen Bedingungen werden jeweils nur etwa fünf Achtel der unter günstigen Bedingungen realisierten relativen Zuwächse erreicht.

Nach den Gewichtsmessungen aus den Stammhamer Rehgehegen führen günstige Ernährungsbedingungen im Kitzalter zu rascher Entwicklung mit frühem Abschluß, ungünstige jedoch zu langsamer mit spätem Abschluß. Ähnliche Zusammenhänge deuten sich auch bezüglich der Geweihentwicklung an (Ellenberg 1974c, vgl. auch Meunier 1975). Sie sind auch von anderen wildlebenden Wiederkäuerarten bekannt: z. B. dem Alpensteinbock (Nievergelt 1966), den Dickhornschafen Nordamerikas (Geist 1971), dem Thar auf Neuseeland (Caughley 1970), der Gemse in der Schweiz (Salzmann 1977). Diese Arten haben den besonderen Vorteil, daß sie ihre Hörner zeitlebens nicht abwerfen. Mit ihren Jahrringen und Wachstumsabschnitten bieten sie einen Überblick über die persönliche Geschichte ihres Trägers.

Weibliche Rehe sind in der Rehfarm bereits mit 15 Monaten zur Zeit ihrer ersten Brunft, „ausgewachsen" (Abb. 37). Die säugenden zwei- und dreijährigen Tiere sind zur Brunft nicht schwerer als sie als Schmalrehe waren. Die Gewichtsentwicklung der weiblichen Rehe in der Rehfarm dürfte in ihrem Muster, nicht jedoch bezüglich der erreichten Absolutwerte nahe dem physiologischen Optimum liegen.

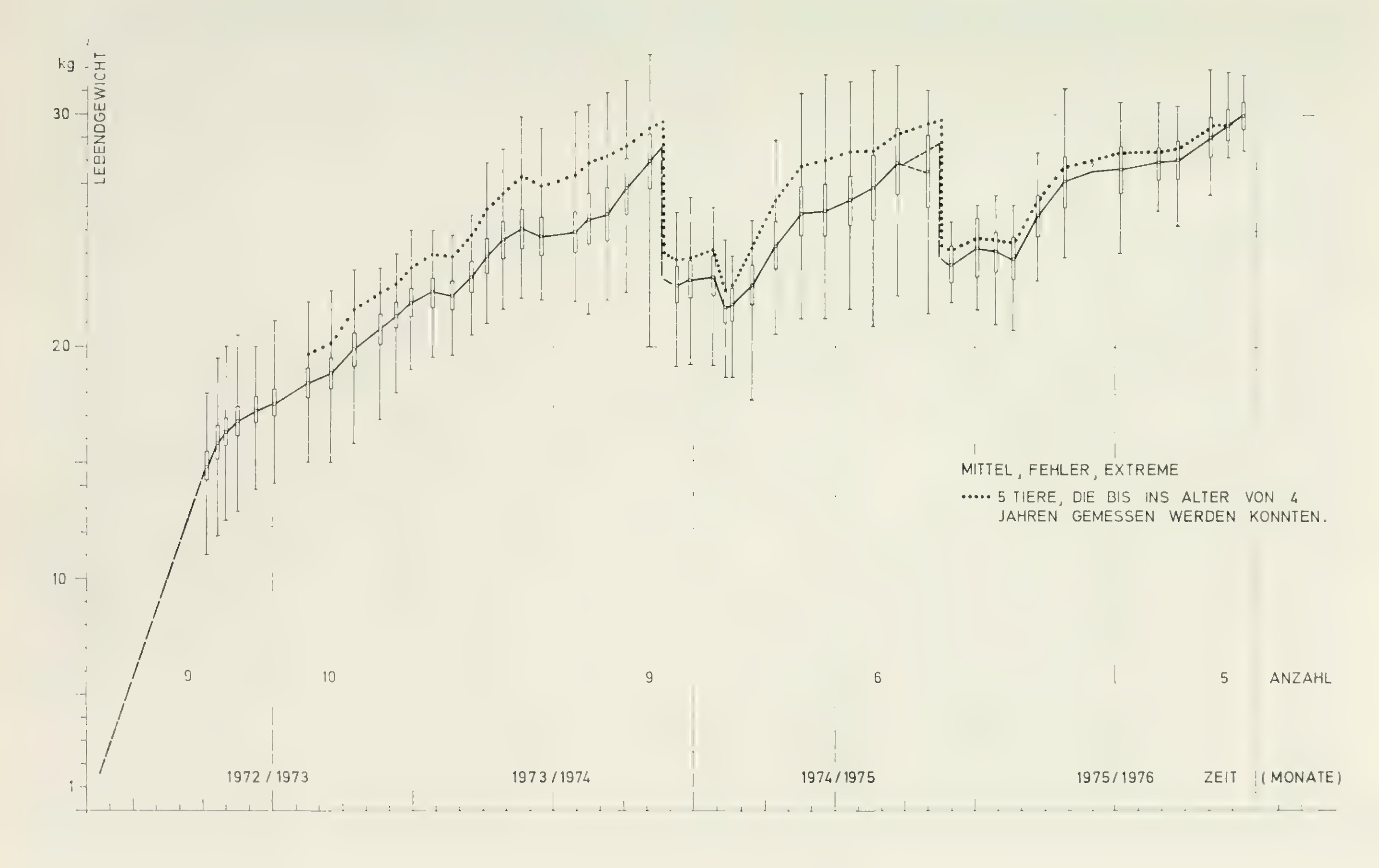



| Symbol | Gebiet | Biotopgüte | Wilddichte | Autor |
|---|---|---|---|---|
| ● | Kalø (Dk) | gut | hoch | ANDERSEN 1953 |
| ○ | Südengland | gut | gering | PRIOR 1968 |
| ■ | DDR (versch.) | mittel | gering | STUBBE 1966,67 |
| △ | Barlohe [1] | mittel | mittel | E. 1971 Schl.-Holst. |
| X | Eutin | gut | hoch | E. 1971 Schl.-Holst. |
| □ | Flensburg | schlecht | gering | E. 1971 Schl.-Holst. |

1) Rotwild vorhanden

Abb. 36: Gewichtsentwicklung (aufgebrochen mit Haupt) männlicher Rehe in verschiedenen Biotopen und bei unterschiedlicher Wilddichte. — Erläuterungen im Text.

Männliche Rehe erreichen unter diesen Farmbedingungen ihr Endgewicht offenbar erst mit zweieinviertel Jahren. — Zwei männliche, außerordentlich gering entwickelte Kitze, die im Februar 1973 zu Vergleichszwecken aus freier Wildbahn in die Rehfarm übernommen worden waren, holten ihren Rückstand in der Gewichtsentwicklung gegenüber unseren Aufzucht-Kitzen nicht mehr auf. Sie wuchsen langsam (vgl. ELLENBERG 1974 c) und erreichten ihre Höchstgewichte im Alter von 50 Monaten zur Julifeistzeit 1976. Diese beiden „Spätentwickler" (s. u.) wurden ebenso wie einige schlecht entwickelte Schmalrehe (6.4, 6.6.2.3) mit 15 Monaten zur Brunftzeit noch nicht geschlechtsreif. Sie zeigten die für Böcke, auch schon für gut entwickelte Jährlinge (ELLENBERG 1974 c), in diesen Wochen charakteristische Gewichtsdepression erstmals im Alter von 27 Monaten (Abb. 38). Auch ihre Hoden blieben klein (vgl. BRÜGGEMANN, ADAM und KARG 1965, ELLENBERG 1974 a), was anläßlich der Wägungen dieser Rehfarm-Tiere ertastet werden konnte.



kg
LEBENDGEWICHT
30
20
10
1
MITTEL, FEHLER, EXTREME
5 TIERE, DIE BIS INS ALTER VON 4 JAHREN GEMESSEN WERDEN KONNTEN.
9
10
9
6
5
ANZAHL
1972 / 1973
1973 / 1974
1974 / 1975
1975 / 1976
ZEIT (MONATE)

Die Gewichtsentwicklung in der Rehfarm ist nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse in freier Wildbahn zu übertragen, denn dort wäre mit großer Wahrscheinlichkeit im Spätwinter jeweils ein zweites Gewichtsminimum zu erwarten (vgl. Ellenberg 1974c, Abb. 1).

Im Rehgatter (130 ha) verläuft die Gewichtsentwicklung im Vergleich zu den eben diskutierten Extremen etwa mittelmäßig. Geißen benötigen zweieinhalb, Böcke dreieinhalb Jahre, um ihr Erwachsenengewicht zu erreichen (Abb. 39). Zweieinhalbjährige Böcke sind im Dezember noch um ca. 1 kg leichter als der Durchschnitt der älteren Böcke (p ca. 5 %). Ihr Skelettwachstum haben sie jedoch bereits abgeschlossen (Bubenik 1959). Mit im Durchschnitt etwa 26 kg Lebendgewicht für erwachsene Böcke und 24,2 kg für erwachsene Geißen im Dezember (entsprechend ca. 20 bzw. 18,5 kg aufgebrochen mit Haupt[30]) sind die Rehgatter-Rehe im mitteleuropäischen Vergleich ziemlich schwer. Die physiologische Untergrenze für mitteleuropäische Rehpopulationen in freier Wildbahn liegt bei erwachsenen Böcken und Geißen um etwa 12 kg „aufgebrochen mit Haupt", die Obergrenze um 25 kg (Ellenberg 1974 c, 1975). Mittlere Gewichte betragen in Deutschland ca. 15 kg (Bieger 1932, Ueckermann 1951). In Weichselboden/Steiermark wurden durch Hegemaßnahmen in freier Wildbahn im Lauf von zwölf Jahren, ausgehend von etwa 14 kg, im Jahre 1975 etwa 21,5 kg erreicht mit einem besonders steilen Anstieg in den ersten sechs Jahren (A. und J. v. Bayern 1975). Bekannt sind auch die Hegeerfolge im Gatter Schneeberg vor dem Zweiten Weltkrieg (Vogt, Schmid 1950). Die Nahrungsabhängigkeit der Körpergröße von Rehen darf somit als auf breiter Basis abgesichert gelten. Man kann deshalb die mittlere Körpergröße von Rehpopulationen als Ausdruck von deren speziellen Lebensbedingungen auffassen (Eisfeld und Ellenberg 1974, 1975, Ellenberg 1974 c, Eisfeld 1975).

Auch der Geschlechtsdimorphismus scheint in diesem Zusammenhang aussagekräftig. Er nimmt bei guten Ernährungsbedingungen mit dem Alter zu: Im Rehgatter sind im Dezember weibliche Kitze etwa 0,5 kg ($p \approx 5\%$), Schmalrehe etwa 1 kg ($p \approx 1\%$) und zweieinhalbjährige und ältere Geißen 1,3 bis 1,8 kg ($p \ll 1\%$) leichter als die Böcke entsprechenden Alters. Bei sehr schlechten Bedingungen aber können Böcke sogar leichter sein als gleichaltrige Weibchen (Ellenberg 1971). Rehweibchen sind, wie erwähnt, anscheinend in der Lage, ein begrenztes Nahrungsangebot rationeller auszunutzen als Böcke (2.2.3; 2.2.4).

## 5.3 Fehlergrößen bei der Ermittlung von Lebendgewichten

Einige kritische Bemerkungen zur Ermittlung und Reproduzierbarkeit der Lebendgewichte von gesunden Rehen scheinen an dieser Stelle angebracht. Mehrfache Wägungen innerhalb weniger Tage und zu verschiedenen Tageszeiten im Rehgatter und in der Rehfarm ergaben Gewichtsdifferenzen bei denselben Tieren von bis zu 3 kg, im Mittel 1,27 kg (Fehler 0,10, Streuung 0,88 kg; 77 Individuen aus dem Rehgatter 2- bis 8mal, im Mittel 3,5mal gewogen). Es war nicht nützlich, bei mehrfach gewogenen Rehen ein Mittelgewicht zu berechnen, da

Abb. 37: Gewichtsentwicklung weiblicher Rehe aus der Rehfarm. — Diese gleichmäßig gut ernährten Rehe waren bereits im Alter von 14 bis 15 Monaten körperlich ausgewachsen.

[30]) Nach speziellen Umrechnungsfaktoren für gefütterte Rehe.




Abb. 38: Gewichtsentwicklung zweier ausgewählt leichter männlicher Wildfangkitze aus dem Winter 1972/73 nach ihrer Übernahme in die Rehfarm (vgl. Abb. 15). — Diese Böcke holten ihren Gewichtsrückstand nicht wieder auf; sie entwickelten sich langsam und erreichten ihr höchstes Gewicht erst mit vier Jahren.

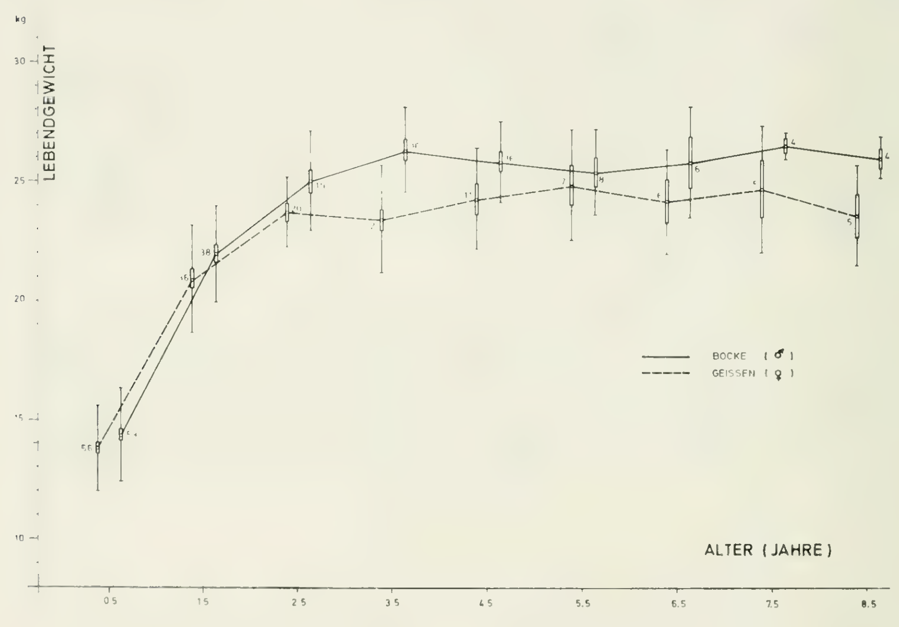



Abb. 39: Gewichtsentwicklung von gesunden männlichen und weiblichen Rehen aus dem Rehgatter. — Die Einteilung der Jahrgangsklassen erfolgte nach Lebensalter zum Zeitpunkt der Wägung im Dezember der Jahre 1971 bis 1975. — Erläuterungen im Text.

wir viele andere Tiere nur einmal fangen und wiegen konnten. Ihre Gewichte wären deshalb anders als die der mehrfach gewogenen in eine Statistik eingegangen. Deshalb wurden auch von den mehrfach gewogenen Individuen nur die Gewichte anläßlich des jährlichen Erstfanges zu Winterbeginn verwendet.

Einzelgewichte sind wegen der großen Fehlermöglichkeiten für Vergleichszwecke nur mit Vorsicht zu verwerten, obwohl die Tabelle im Anhang 1 auch bei in mehreren Jahren immer wieder nur einmal gewogenen Rehen die Unterscheidung von „schweren" und „leichten" Rehen gut möglich macht[31]). Mittelwerte von Erst- und von Zweit- bzw. Mehrfachwägungen sind jedoch statistisch nicht zu unterscheiden. Mittlere Lebendgewichte sind deshalb wohl eine brauchbare Vergleichsgrundlage.

Kurzfristige Schwankungen des Lebendgewichts beruhen zu einem großen Teil auf unterschiedlichem Füllungsgrad von Pansen, Darm und Blase. Der Panseninhalt betrug bei Rehen aus freier Wildbahn bei einer Abschußserie im Vorfrühling z. B. maximal 2930 g, minimal 790 g Frischgewicht, bei Rehgatter-Rehen im selben Zeitraum 1750 bzw. 510 g. Da der Füllungsgrad der Verdauungsorgane einen charakteristischen Tagesrhythmus durchläuft, kann man die Differenzen bei mehrfachen Wägungen auf einen Bereich von etwa ± 100 g, d. h. ein halbes Prozent des Lebendgewichts, einengen, wenn man unter Berücksichtigung dieses Rhythmus regelmäßig zum relativ gleichen Zeitpunkt wiegt. In der Rehfarm wurde dazu die sehr gleichmäßig auftretende Ruheperiode am Vormittag, mit abnehmender bis geringer Pansenfüllung, gewählt, die je nach Jahreszeit ca. eineinhalb Stunden zwischen etwa acht und elf Uhr einnimmt. Für die Betrachtung langfristiger Gewichtsentwicklungen eignen sich deshalb aus der Rehfarm auch individuelle Wägungen (vgl. Abb. 38).

Eine kleine Anzahl Rehe wurde während progressiv verlaufender Durchfallerkrankungen im Rehgatter mehrfach gewogen. Sie verloren innerhalb weniger Wochen 41, 38, 37, 36, 35 und 34 Prozent ihres Normalgewichtes, zwei sehr alte Tiere starben bereits nach einem Gewichtsverlust von 28 bzw. 27 %. Gewichtsänderungen, die über etwa 10 % des Normalgewichts hinausgehen, zeigen auch bei zufälligen Einzelmessungen eindeutige Trends an.

### 5.4 „Frühentwickler", „Spätentwickler" und ihr Einfluß auf die Populationsdynamik

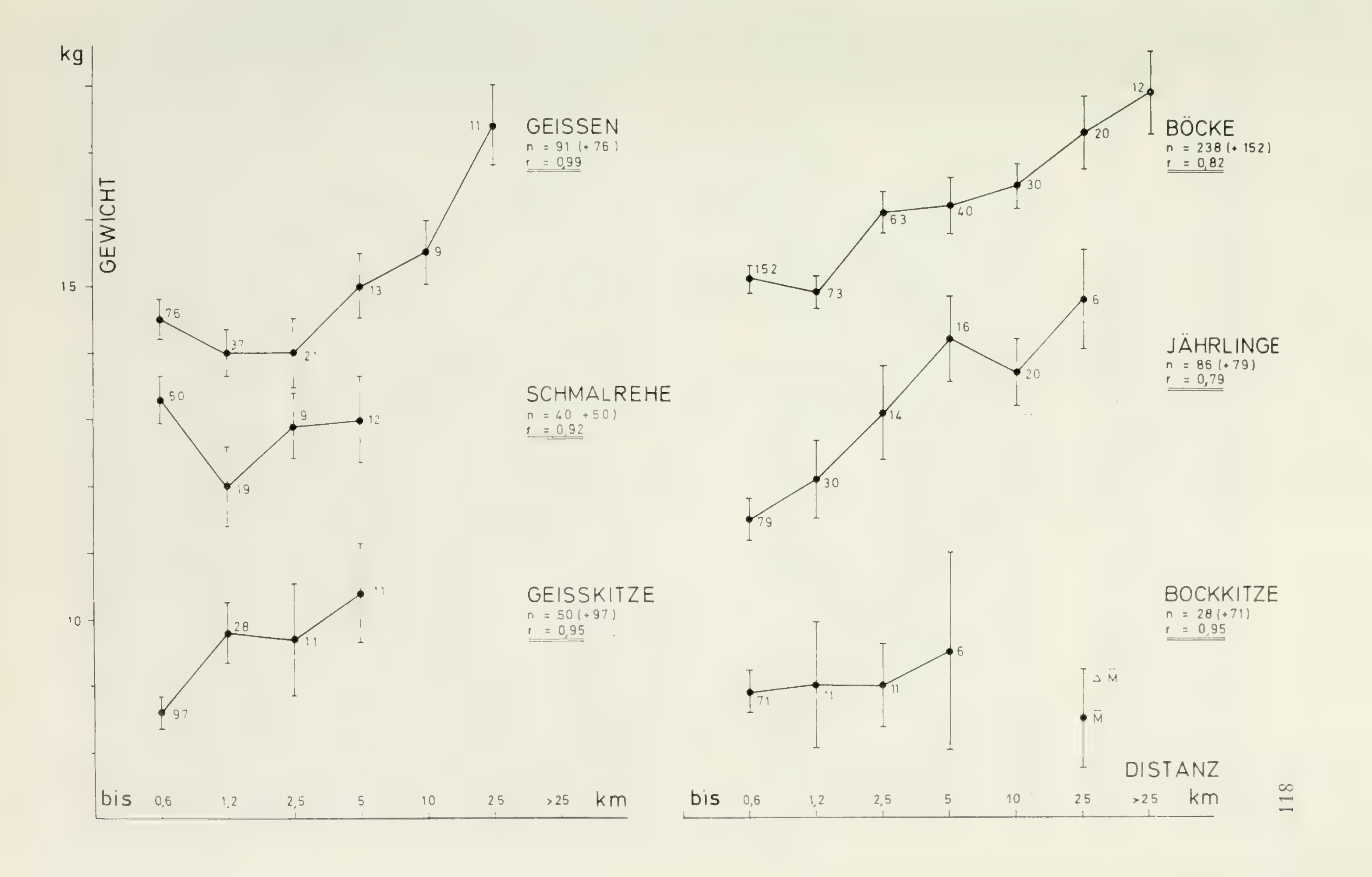
In diesem Kapitel sollen an Beispielen Zusammenhänge zwischen Verhalten, Nahrungsangebot und körperlicher Entwicklung dargestellt werden. Die Ausführungen beziehen sich allein auf das männliche Geschlecht. „Frühentwickler" und „Spätentwickler" wurden lediglich nach dem Verhalten als Jährling eingeteilt.

*„Frühentwickler"* zeigen bereits als Jährling territoriale Verhaltensweisen, z. B. „Plätzen", „Markieren" und „Imponieren" (3.1.1). Sie suchen die Auseinandersetzung mit anderen Böcken, haben aber selbstverständlich gegen territoriale Böcke keine Chance. Deshalb müssen sie normalerweise abwandern (Strandgaard 1972). — Im Rehgatter verließen acht von zehn typischen „Frühentwicklern" das Gebiet ihrer Kindheit. Die beiden „daheim"-gebliebenen wurden offenbar von ihren territorialen Vätern (?) geduldet.

*„Spätentwickler"* sind als Jährling ruhig und „dürfen" deshalb in der Regel „zuhause" bleiben. — Im Rehgatter wanderte nur einer von 19 aus. Er wurde von seiner Mutter aktiv vertrieben.

Mit diesen Verhaltensunterschieden gehen in mitteleuropäischer freier Wildbahn üblicherweise Unterschiede in der körperlichen Entwicklung parallel (Strandgaard 1972; Abb. 40; siehe Kapitel 4.1), die sich auch im Rehgatter Stammham nachwei-

[31]) Z. B. Bock, Ohrmarke (OM) 214 und Geiß OM 20 sind „schwer", Bock OM 367 und Geiß OM 376 sind „leicht".


kg
GEWICHT
15
10
GEISSEN
n = 91 (+ 76)
r = 0,99
SCHMALREHE
n = 40 + 50)
r = 0,92
GEISSKITZE
n = 50 (+ 97)
r = 0,95
BÖCKE
n = 238 (+ 152)
r = 0,82
JÄHRLINGE
n = 86 (+ 79)
r = 0,79
BOCKKITZE
n = 28 (+ 71)
r = 0,95
bis 0,6 1,2 2,5 5 10 25 >25 km
DISTANZ

sen lassen: „Frühentwickler“ sind als Kitz und Jährling etwa zehn Prozent schwerer als „Spätentwickler“ (Abb. 41 Tab. 25). Sie haben überdies bessere Geweihe und deutlicher sichtbare Hodensäcke mit größeren Hoden (Abb. 1).

Tabelle 25

Mittlere Gewichtsentwicklung bei je drei alljährlich gewogenen „Früh“- und „Spätentwicklern“ aus dem Rehgatter

| | Mittlere Gewichte im Alter von (Jahren) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0,5 | 1,5 | 2,5 | 3,5 | 4,5 | ( 5,5) c) |
| 3 aggressive Jährlinge a) | 15,2 | 22,3 | 26,7 | 26,9 | 26,3 | ( 25,0) |
| 3 ruhige Jährlinge b) | 15,0 | 20,4 | 26,2 | 26,9 | 26,7 | ( 26,0) |
| Gewichtsdifferenz (%) | —1,3 | —9,6 | —1,9 | 0,0 | +1,5 | (+4,0) |

a) Ohrmarke Nr. 313, 319, 202.

b) Ohrmarke Nr. 304, 214, 107.

c) mittleres Gewicht geschätzt. Beide Gruppen waren nicht mehr vollständig.

Bei „Früh“- und „Spätentwicklern“ aus dem Rehgatter verringert sich — im Gegensatz zu den Verhältnissen in freier Wildbahn — die ursprüngliche Gewichtsdifferenz mit zunehmendem Alter. Bei zweieinhalb Jahren erreicht sie die Signifikanzgrenze, bei dreieinhalb Jahren ist kein Gewichtsunterschied mehr festzustellen. Im Alter von viereinhalb Jahren und später scheint das Gewicht der Frühentwickler schon wieder abzunehmen, während das der Spätentwickler noch auf der Höhe bleibt oder doch langsamer zurückgeht. Aus diesen Beobachtungen darf man wohl folgenden Schluß ziehen: Unter vergleichbaren ökologischen Bedingungen — z. B. im Rehgatter, wo die endgültige Abwanderung der „Frühentwickler“ durch den Zaun verhindert wurde — erreichen „Früh“- und „Spätentwickler“ schließlich gleiche Körpergrößen. Unterschiede in jüngerem Alter sind vorwiegend quantitativ, nicht qualitativ. Es handelt sich lediglich um verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten. Diese können genetisch vorgegeben sein. Sie können aber auch von vornherein modifikativ bedingt sein, dann nämlich, wenn wegen relativ hoher Wilddichte manche Kitze „gezwungenermaßen“ in relativ ungünstigen Habitaten aufwachsen müssen.

---

Abb. 40: Körpergewicht (aufgebrochen) von als Kitz markierten Rehgeißen und Rehböcken, die in bekannter Entfernung vom Markierungsort später erlegt wurden.

Daten aus der Wildmarkenkartei des Instituts für Wildforschung und Jagdkunde, Göttingen. — Es wurden nur die 1058 Datenpaare verwendet, bei denen die Distanz zwischen Erlegungs- und Markierungsort und zusätzlich das Gewicht des erlegten Stückes angegeben war. Weitere Daten ließen sich mit einigem Zeitaufwand ermitteln, falls aus vorhandenen Ortsangaben Distanzen rekonstruiert würden. Als „krank“ bezeichnete Tiere blieben unberücksichtigt.

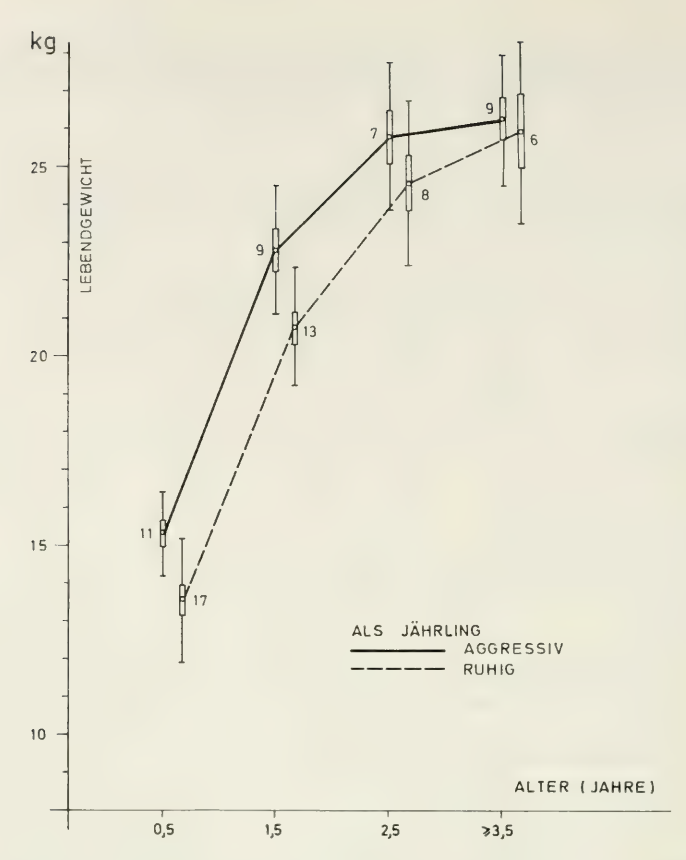



Abb. 41: Mittlere Gewichtsentwicklung männlicher „Früh-" und „Spätentwickler" aus dem Rehgatter. — Klasseneinteilung nach dem Verhalten als Jährling. Erläuterungen im Text.

In freier Wildbahn werden die modifikativen Einflüsse noch verstärkt. Frühentwickler finden auf weitgehend rehleeren Feldfluren im Frühling und Sommer hervorragende Nahrungsbedingungen und können entsprechend weiterwachsen. Dagegen bleiben Spätentwickler in von Rehwild bereits mehr oder weniger dicht besiedeltem Gebiet zurück, in dem auch andere Rehe leicht verdauliche Nahrung selektieren. Damit sind ihre körperlichen Entwicklungsmöglichkeiten gegenüber der ersten Gruppe durch Nahrungskonkurrenz weiter vermindert. Sie bleiben klein.

Die Auslese, die durch Abwanderung junger Böcke mit territorialen Ansprüchen erfolgt, ist für den zurückbleibenden Teil der Population aber nicht notwendigerweise „negativ". Eine solche Bewertung basiert auf menschlich-jägerischem Interesse an starken Trophäen. — In populationsdynamisch stationären oder sogar abnehmenden Rehbeständen entwickeln sich die Individuen langsamer als in populationsdynamisch expandierenden oder räumlich kolonisierenden. Damit sind sie an begrenzte Nahrungsmöglichkeiten besser angepaßt. Sie helfen mit, das Überleben der

Population unter begrenzten Bedingungen zu sichern. — Frühentwickler scheinen dagegen für die Kolonisation neuer Gebiete prädestiniert. Falls sie solche finden, können sie florieren. Andernfalls müssen auch sie kümmern oder zugrunde gehen. Frühentwickler haben überdies eine geringere physiologische Lebensdauer als Spätentwickler (6.2).

## 6. Populationsdynamische Parameter in Abhängigkeit von Körpergröße und Ernährungslage

Altersaufbau, Überlebensraten, Nachwuchsraten, Geschlechterverhältnisse, Brunft- und Geburtszeitpunkte sind die klassischen Strukturparameter für die Beschreibung der Populationsdynamik. Von ihnen sei in diesem Kapitel die Rede. Wiederum kommt es weniger darauf an, die Rehgatter-Population genau zu beschreiben[32]). Vielmehr sollen die Veränderungen dieser Parameter bei verschiedener Ernährungslage für die Population herausgearbeitet werden.

### 6.1 Altersaufbau

Eine der auffälligsten Reaktionen auf eine verbesserte Ernährungslage, im Falle der Rehgatter-Population die Einführung ganzjähriger Fütterung, ist die Veränderung des Altersaufbaus der Population. Sie äußert sich in erster Linie in erhöhten Nachwuchsraten und wesentlich verbesserten Überlebensraten dieses Nachwuchses. Damit verbreitert sich die Basis der Alterspyramide (Abb. 42). Die Nachwuchsrate, gemessen als im Dezember noch lebende Kitze bezogen auf die Zahl der im Frühjahr gebärfähigen Geißen (= „Kitzrate“) verdoppelt sich von Dezember 1969 auf Dezember 1971.

Im Winter 1969/70 war das Rehgatter errichtet worden. Bei einer Fangaktion wurden die bisher auf dieser Fläche in freier Wildbahn lebenden Tiere vollständig erfaßt. Das Alter wurde differenziert in „halbjährige Kitze“, „wahrscheinlich eineinhalb Jahre alte Rehe“ und „ältere Rehe“. Lebendgewicht und Zähne waren die wesentlichen Kriterien. — Im Dezember 1971 wurde die zweite vollständige Erfassung der, inzwischen angewachsenen, Rehgatterpopulation möglich. Die älteren Jahrgangsklassen sind für die beiden Erfassungen nicht vergleichbar, da im Winter 1969/70 eine Anzahl Wildfänge aus der benachbarten freien Wildbahn zusätzlich ins Rehgatter umgesetzt, und im Winter 1970/71 einige Rehe für Versuchszwecke aus dem Rehgatter entnommen worden waren (Ellenberg 1973). Von der Fangaktion im Dezember 1971 an konnte das Geburtsjahr der Fänglinge ab Jahrgang 1969 exakt angegeben werden. Das Alter der 1968 und früher geborenen Tiere wurde nach Gebißmerkmalen geschätzt, die ich später durch Verhaltensbeobachtungen an den markierten Rehen überprüfte. Diese Schätzungen sind für 1968 geborene Tiere wohl noch ausreichend genau. Bei 1967 und früher geborenen sind Abweichungen des Schätzwerts vom wirklichen Alter von einem Jahr nach beiden Richtungen ohne weiteres möglich.

Im Winter 1971/72 wurde die Rehgatter-Population von uns reduziert und neu eingestellt. Als Idealpopulation für den Beginn des Verdichtungsversuches (B. 1.) waren je sechs männliche und weibliche Rehe von je 0,5, 1,5 und 2,5 und mehr Jahren vorgesehen. Tatsächlich waren schließlich im Sommer 1972 vorhanden (ohne die frisch gesetzten Kitze): je 6 erwachsene Böcke und Geißen, 8 zweijährige Böcke, 7 zweijährige Geißen und je 5 Jährlinge und Schmalrehe. Aus diesem Bestand entwickelte sich fortan die Rehgatterpopulation möglichst ungestört (Abb. 43).

---

[32]) Die Grunddaten finden sich im Anhang 1.

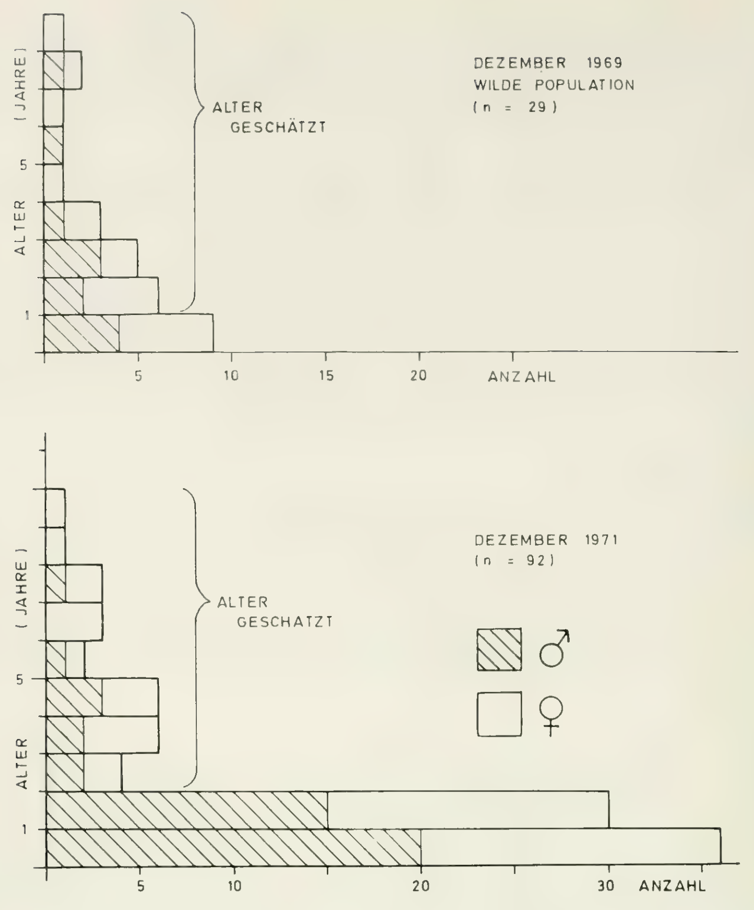



Abb. 42: Vergleich des Altersaufbaus der Rehpopulation im Winter auf der Fläche des Rehgatters Stammham vor (1969) und nach (1971) der Einzäunung und der Einführung von künstlicher Fütterung. — Einzelheiten im Text.

Der Altersaufbau der Rehgatter-Population von 1972 bis einschließlich 1976 bietet auch weiterhin den Eindruck, der für eine expandierende Population in günstigen Umweltverhältnissen charakteristisch ist. Die sehr hohen Nachwuchs- und Überlebensraten von 1971 wurden allerdings in den folgenden Jahren nicht mehr erreicht (Anhang 4). Auf diese und weitere Besonderheiten gehe ich in den folgenden Kapiteln ein.

## 6.2 Lebenserwartung

### 6.2.1 Physiologische Lebensdauer

Fast ebenso auffällig wie die Nachwuchsrate (s. o.) ändert sich die Lebensdauer von Rehen, die unter verschiedenen Ernährungsbedingungen aufwachsen. Die „Phy-

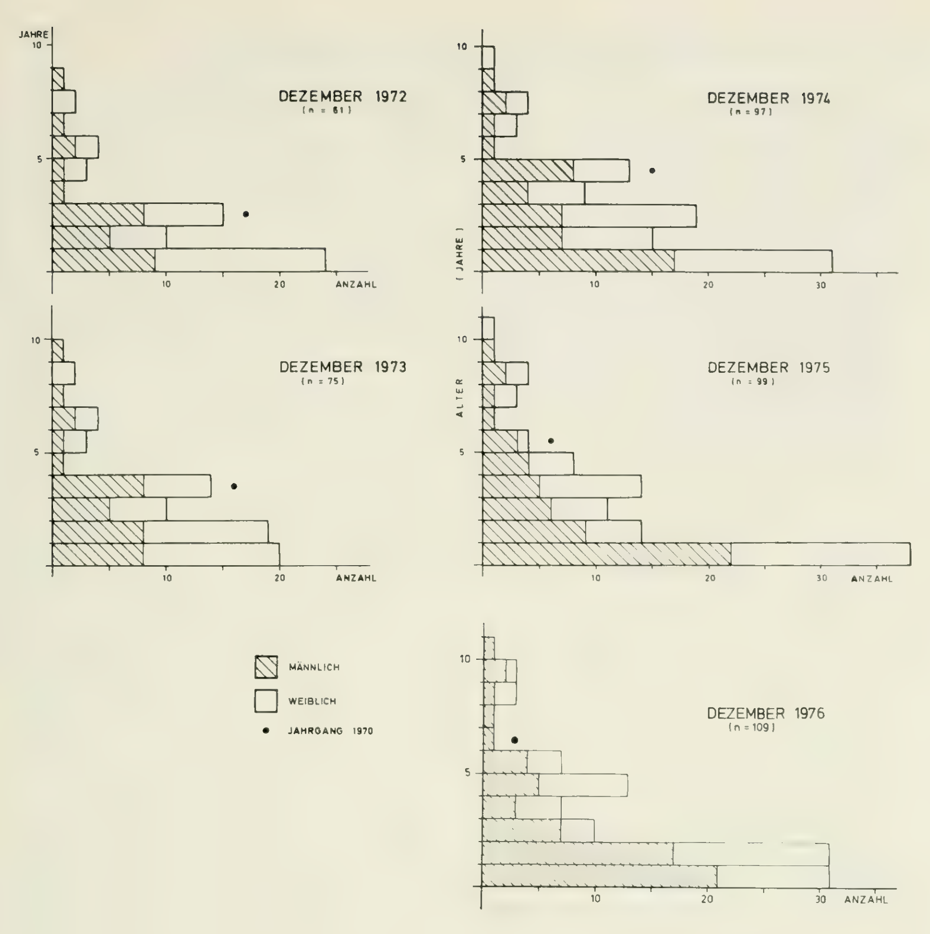



Abb. 43: Altersaufbau der Population im Rehgatter im Dezember der Jahre 1972 bis 1976. — Die Anzahl der Individuen vom Jahrgang 1971 und älter wurde im Winter 1971/72 von uns eingestellt. — Beachte die Mortalität des Jahrgangs 1970 im Vergleich zu den älteren Jahrgängen. Erläuterungen im Text.

siologische Lebensdauer" ist definiert als „das höchste Alter, das von einzelnen Mitgliedern der Population erreicht wird". In Abbildung 43 ist der Geburtsjahrgang 1970 auf den einzelnen Teildiagrammen besonders markiert. Von den 15 im Dezember 1971 in den Versuch übernommenen Rehen — im wesentlichen der gewichtsmäßig besseren Hälfte dieses Jahrgangs — lebte im Winter 1976/77 noch ein Bock. Im Sommer 1977 war er als „Greis" nicht mehr voll territorial (4.2. 4. 1). Er wurde nach der Brunft 1977 nicht mehr gesehen. Die physiologische Lebensdauer dieses ersten im neuen Rehgatter, mit seinem durch Automatenfütterung verbesserten Nahrungsangebot, geborenen Jahrgangs betrug damit nicht einmal 7,5 Jahre. Die

älteste Geiß dieses Jahrgangs wurde 6,5 Jahre alt, wirkte in ihrem letzten Lebenssommer ausgesprochen „alt" und hatte mit 6 Jahren eine Fehlgeburt.[33])

Beim Jahrgang 1971, dem zweiten im Rehgatter geborenen, zeichnet sich eine ähnliche Entwicklung ab. 3 von 7 Geißen wurden über 6,25 Jahre alt. Zwei davon wirkten im Sommer 1977 „alt", eine von ihnen hatte mit sechs Jahren eine Fehlgeburt. Die dritte ist noch in guter Kondition. Bezeichnend ist, daß dies letzterwähnte Tier nie in Fallen gefangen wurde. Es ist wahrscheinlich, daß es als Kitz unter „natürlichen" Bedingungen aufwuchs, wie die vor Gatterschluß geborenen Rehe, ohne die Fütterungen zu besuchen. — Von den 5 mehr als zwei Jahre alt gewordenen Böcken des Jahrgangs 1971 starb einer mit 3,3 Jahren möglicherweise an Forkelverletzungen nach der Brunft, einer mit 5,8 Jahren zur Fegezeit, zwei Territoriale wurden nach Abschluß der Untersuchungen mit 6 Jahren abgeschossen. Die beiden Letzteren trugen im Vergleich zu früheren Jahren sehr schwache Geweihe (= „zurückgesetzt"). Der Überlebende schien ebenfalls „alt", hatte 1977 stark „zurückgesetzt" und war mit 6,25 Jahren ein nicht mehr territorialer „Greis".

Auch beim Jahrgang 1972 deutete sich das „Altwerden" bereits mit 5 Jahren an. Ein Bock starb zur Fegezeit mit knapp 5 Jahren, ein zweiter wirkte „alt", ein dritter, Territorialer, hatte stark „zurückgesetzt".

Ganz anders die Entwicklung der noch in freier Wildbahn unter den damals sicher begrenzten Nahrungsbedingungen aufgewachsenen Rehe. Von ihnen wurden im Dezember 1971 und damit im Alter von mindestens zweieinhalb Jahren 14 Individuen in den Versuch übernommen. Ein sehr altes Weibchen starb schon im Frühjahr 1972, ein fünfjähriger unmarkierter Bock wurde im Sommer 1972 erlegt. Von den restlichen 12 Tieren lebten im Spätherbst 1976 jedoch noch 9! Sie sind alle wahrscheinlich 8,75 bis 11,5 Jahre alt geworden, 9 von ihnen aber mindestens 8,25 bis 9,25 Jahre. — Das physiologische Alter dieser Gruppe ist damit mindestens 9,25, wahrscheinlich 11,5 Jahre, also deutlich höher als das der im Rehgatter geborenen Jahrgänge.

In das soeben entwickelte Bild läßt sich die Tendenz, daß „Frühentwickler" weniger lange zu leben scheinen als „Spätentwickler" (5.4) zwangslos einordnen.

Die Abhängigkeit der physiologischen Lebensdauer vom Typus der Populationsdynamik — „expandierend" oder „stationär" — wurde ebenfalls an horntragendem Schalenwild mehrfach nachgewiesen (Niefergelt 1966, Geist 1971, Schröder 1971, Caughley 1970). Für Rehwild ist sie hier meines Wissens erstmals belegt.

### 6.2.2 Weitere Maße für die Lebensdauer

Die „mittlere" Lebensdauer bezeichnet das arithmetische Mittel des aktuellen Alters der Populationsmitglieder zu einem bestimmten Zeitpunkt. Es ist damit abhängig vom Moment der Aufnahme. Die mittlere Lebensdauer betrug im Rehgatter jeweils im Dezember in sieben Untersuchungsjahren zwischen 2,3 und 2,8 Jahren (Tab. 25). Sie hat sich seit 1971 leicht erhöht und zeigt damit, daß sich die Population in dynamischer Entwicklung befand.

---

[33]) Die Todesursachen der 8 Böcke dieses Jahrgangs waren wahrscheinlich: 4mal Erschöpfung nach der Brunft (Alter 3mal 5,3, 1mal 7,3 Jahre) der schwerste starb zur Fegezeit mit 4,8 Jahren, einer mit allen äußeren Anzeichen von „Alter" mit 5,7 Jahren, einer an Durchfall mit 5,5 Jahren und einer an Zahnvereiterung mit 5,8 Jahren. — Von den 7 Geißen starben drei an Durchfall, eine durch Unfall, eine als Winterfallwild, eine an „Alter", und eine weitere ist verschollen.

Tabelle 26

Mittlere Lebensdauer von Rehen im Rehgatter (Dezember)

| Jahr | 1969 a) | 1970 | 1971 | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| männlich | 2,42 | — | 1,80 | 2,54 | 2,86 | 2,65 | 2,75 | 2,57 |
| weiblich | 2,94 | — | 2,71 | 2,40 | 2,55 | 2,70 | 2,93 | 2,78 |
| total | 2,72 | — | 2,27 | 2,46 | 2,70 | 2,67 | 2,82 | 2,66 |

a) freie Wildbahn

Diese Daten unterscheiden sich deutlich von denen der gut untersuchten freilebenden Population in Kalø, aber nicht von denen der Gatterpopulation in Rye-Nørskov (ANDERSEN 1953, STRANDGAARD 1972). Auch bei diesen dänischen Daten handelt es sich um Dezemberwerte. In freier Wildbahn in Kalø ist das Durchschnittsalter der Böcke geringer, denn es gibt dort fast keine erwachsenen, nicht territorialen Böcke. Das Durchschnittsalter der Geißen scheint dagegen in freier Wildbahn erhöht, weil die Abwanderung von Jungtieren unbehindert ist. Doch wandert von den Schmalrehen nur ein kleiner, von den Jungböcken aber der größte Teil ab.

Tabelle 27

Mittlere Lebensdauer von Rehen in Dänemark (Dezember)

| | Kalø | (freie Wildbahn) | | | Rye-Nørskov |
|---|---|---|---|---|---|
| Jahr | 1950 a) | 1965 | 1966 | 1967 | (Großgehege) |
| männlich | 1,45 | 2,07 | 1,83 | 2,25 | 2,34 |
| weiblich | 2,29 | 3,25 | 3,56 | 3,75 | 2,98 |
| total | 2,00 | 2,80 | 2,82 | 3,16 | 2,69 |

a) Einige erwachsene Böcke waren bereits im Sommer erlegt worden.

Die sehr ähnlichen Daten für Rye-Nørskov und für Stammham vor der Einrichtung des Rehgatters sind ein weiterer Hinweis auf die Selbstregulation dieser Population innerhalb der Biotopkapazität. Wanderungen können bei dieser Selbstregulation nur eine geringe Rolle spielen, denn in einer von Rehen weithin dicht besiedelten Landschaft heben sie sich gegenseitig auf.

Die „mediane“ Lebensdauer bezieht sich auf das Alter, das 50 % der Neugeborenen erreichen. Sie spiegelt in erster Linie die Kitzsterblichkeit wider und kann abhängig von der Auslastung der Biotopkapazität, der Witterung vor und während der Setzzeit und vom Vorhandensein oder Fehlen von Raubwild (Füchse, Wildschweine) von Jahr zu Jahr merklich variieren.

Für Kalø lassen sich nach Angaben von STRANDGAARD (1972) folgende drei Jahrgangswerte berechnen: 1,5, 1,4 und weit unter 1,0 Jahre in einem Jahr mit vielen Füchsen.

Im Rehgatter Stammham ist die mediane Lebensdauer des Jahrgangs 1972 etwa 4,5 Jahre. Die der folgenden Jahrgänge beträgt 1,5, 1,4 und 1975 deutlich über 2,0 Jahre. 1970 muß sie ebenfalls über zwei Jahre betragen haben. Für 1971 ist sie aus methodischen Gründen nicht zu ermitteln. — Die mittlere mediane Lebensdauer der Rehe im Rehgatter Stammham beträgt etwa zwei Jahre und scheint damit bemerkenswert hoch zu sein (Abb. 44).

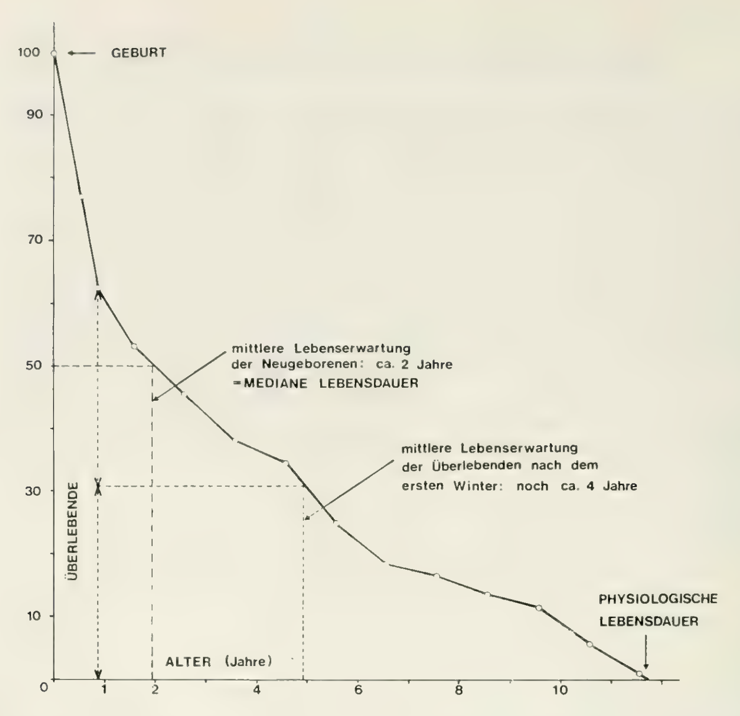



Abb. 44: Mittlere Überlebenskurve der Rehe im Rehgatter Stammham. — Zusammengestellt nach den Daten in den Tabellen im Anhang Nr. 1, 3 und 4.

### 6.3 Überlebensraten

Mit den Bemerkungen zur medianen Lebensdauer von Rehen waren bereits Aussagen zu den Überlebensraten verbunden. Sie durchlaufen bei wildlebenden Wiederkäuern ein charakteristisches, altersabhängiges Muster (z. B. Gossow 1976). Geringe Überlebensraten sind für Jugend und Alter, hohe für mittlere Jahrgänge typisch. Dies zeigt sich auch bei der Population im Rehgatter. Bis zum 7. Lebensmonat sterben im Durchschnitt 23 %, von da an bis zum Alter von 1,5 Jahren nochmals 30 % der Tiere. In den folgenden Jahren halten sich die Verluste zwischen 9 und 20 % und sind in der Durchschnittskurve lediglich durch das frühzeitige Aussterben des Jahrgangs 1970 im Alter von 5 bis 7 Jahren gesteigert. Im hohen Alter sterben von Jahr zu Jahr 50 und mehr Prozent der noch vorhandenen Tiere (Abb. 44). In diesem Zusammenhang sind einige Todesursachen von Interesse (Tab. 28).

#### 6.3.1 Todesursachen im Rehgatter Stammham

Differentialdiagnosen über Todesursachen lassen sich auch am Seziertisch des Pathologen nicht immer eindeutig stellen. Im folgenden handelt es sich um Vermutungen auf der Grundlage von Beobachtungen im Gelände. Sie seien ausführlicher dargestellt, weil es quantitativ auf die vorhandene Population beziehbare Angaben

über Todesursachen bei Rehen in der Literatur kaum gibt (BORG 1970, WANDELER 1975). Es sei jedoch ausdrücklich vorangestellt, daß diese Ergebnisse aus dem Rehgatter nur als Spezialfall betrachtet und nicht ohne weiteres auf andere Gebiete übertragen werden dürfen.

#### 6.3.1.1 Unfall und Abschuß

Es ist wohl unvermeidlich, daß beim Fangen wildlebender Tiere einige Todesfälle auftreten, entweder direkt oder als Spätfolge. Zwei in der Rubrik „Unfälle" (Tab. 28) enthaltene Todesfälle gehen auf das Konto von Spaziergängern, die die Fallen unbefugt fängisch stellten. — Bei den vielen vom Verfasser getätigten Rehfängen (B. 2.1.4) kamen im Rehgatter neun und bei den übrigen weitere vier Rehe zu Tode.

Die Fangunfälle betrafen vor allem Kitze und eineinhalbjährige Rehe. Mit 4,8 % der gefangenen Individuen im Rehgatter ist die Anzahl der Todesfälle zwar bemerkenswert, im Vergleich zu den Fangverlusten z. B. beim Handel mit lebendem Wild, von denen man oft nur vage Nachricht erhält, aber relativ niedrig. Dies zeigt sich besonders, wenn man die vielfach wiederholten Fänge an denselben Individuen berücksichtigt. Mit 1,0 % im Rehgatter, bzw. 1,2 % bezogen auf alle vom Verfasser getätigten Rehfänge mit Wägung, ist die Verlustrate ziemlich gering. Ohne den Einsatz solch schonender Fangmethoden wäre eine Populationsstudie, wie die hier vorgelegte, nur schwer durchführbar gewesen.

Bei den 12 in Tabelle 28 aufgeführten Abschüssen sind sechs aus dem Winter und Frühjahr 1972 enthalten, die zur Einstellung einer „idealen" Ausgangspopulation für den Verdichtungsversuch (6.1) nötig waren. Spätere Abschüsse betreffen wenige sehr schlechte oder kranke Kitze, bei denen Grund zu der Vermutung vorlag, daß sie vor Beginn der Fangaktion im Dezember unauffindbar verschollen wären. Außerdem wurden einzelne unmarkiert gebliebener Tiere erlegt, die Anlaß zur Verwechslung mit weiteren unmarkierten gegeben hatten.

Insgesamt beträgt die Summe der im Rehgatter mittel- und unmittelbar durch Menschenhand gestorbenen Rehe weniger als ein Viertel der an natürlichen Ursachen verendeten.

#### 6.3.1.2 Natürliche Ursachen

Relativ groß ist die Anzahl der Durchfall-Toten im Rehgatter. Durchfall ist eine, gerade bei Rehwild offenbar häufig auftretende, Krankheit mit verschiedenen Ursachen (WETZEL und RIECK 1972). In dem sehr feuchten Jahr 1975 traten Durchfall-Erkrankungen im Rehgatter auch im Sommer auf, wurden aber auch in freier Wildbahn immer wieder beobachtet. Es handelt sich nicht um die typischen „Frühjahrsdurchfälle", die bei plötzlicher Umstellung von schwer- auf leichtverdauliche Nahrung gehäuft vorkommen, denn befallene Tiere ließen sich zu jeder Jahreszeit und in allen Altersklassen und Qualitätsgruppen beobachten. Einige Individuen überstanden die Durchfallerkrankungen, z. T. sogar mehrfach. — Trotz Einschaltung zuständiger veterinärmedizinischer Untersuchungsstellen konnte die Ursache der Durchfallerkrankungen nicht geklärt werden. Im Kapitel 5.2 wurden Angaben über Gewichtsverluste bei Durchfall bis zum Eintritt des Todes gemacht. Auch bezüglich des Alterstodes sei auf dieses Kapitel verwiesen. Über Winterfallwild wurde ebenfalls früher berichtet (5.1.4)

Die Forkelverluste betreffen wahrscheinlich nur einen gut dreijährigen Bock am Ende der Blattzeit (ca. 10. August). Bei ihm wird Tod infolge Geweihverletzung beim Kampf vermutet, da er — als nicht territorialer Bock — in seinen letzten Lebenstagen mehrfach in heftigen Auseinandersetzungen mit zwei territorialen Nachbarn beobachtet wurde. — Ein Jung-

bock im Quasi-Territorium eines Greises bedrängte eine Geiß kurz vor und möglicherweise auch während der Geburt, so daß sie mehrfach laut schrie. Es ist unklar, ob dieses Tier nicht auch zu den Perinatalverlusten gezählt werden sollte. — Wirkliche Forkelverluste dürften auch in freier Wildbahn selten sein. Gelegentlich werden völlig gesund wirkende Rehböcke erlegt, deren manchmal abstruse Verletzungen am Schädeldach erst beim „Auskochen" der Trophäen bemerkt werden (vgl. auch PRIOR 1968).

Von allgemeinem Interesse dürften jedoch Kleinkitz- und Geißenverluste sein, die im Zusammenhang mit der Geburt oder in den Tagen danach auftreten.

Die Anzahl der Wildschweinen oder Füchsen zum Opfer gefallenen Kleinkitze ist wahrscheinlich größer als in Tabelle 28 angegeben. Es ist jedoch schwer, solche Verluste nachzuweisen. Wahrscheinlich gehören auch einige „kurz nach der Geburt" bis einschließlich der ersten 15 bis 20 Lebenstage verschollenen Kitze in diese Kategorie. — WANDELER (1975) berichtet von 204 Mageninhalten von Füchsen aus dem Schweizer Mittelland aus den Monaten Mai, Juni und Juli, in denen er 24mal Reste von Rehkitzen fand. Daraus berechnet er pro Fuchs 11 Kitze in drei Monaten, eine bemerkenswerte Zahl. Doch läßt sich aus methodischen Gründen kaum entscheiden, ob die nachgewiesenen Kitzreste von gesunden gerissenen oder von toten oder krank aufgefundenen Tieren stammten. Im Rehgatter Stammham wirkte sich die Anwesenheit von Füchsen und Wildschweinen wohl nur 1973 und 1976 (zwei Fuchsgehecke im Gatter) deutlich auf die Kitzraten aus (vgl. Tab. Anhang 4). In Kalø war ebenfalls eines der (drei) Untersuchungsjahre auffällig durch hohe Kitzverluste wahrscheinlich an Füchse (STRANDGAARD 1972).

Unter schlechten Witterungs- und zusätzlich bei schlechten Nahrungsbedingungen kann die Zahl schwächlicher oder moribunder Kitze beträchtlich sein. Kitze müssen wahrscheinlich, in Analogie zu Schaflämmern, ihren Stoffumsatz vervielfachen, um Unterkühlung durch Beschattung, Nässe und Wind vorzubeugen. Die Lämmer von Hausschafen (ALEXANDER 1962) ebenso wie junge Caribous (HART et al. 1961) verfünffachen ihren „Basal"- (bzw. Ruhe-) Stoffwechsel, um Kälte zu kompensieren. Die Energie hierzu beziehen sie hauptsächlich aus begrenzten Fettreserven, die bereits vor der Geburt angelegt worden sein müssen. Damit werden die Nahrungsmöglichkeiten der hochträchtigen Geiß (2.2.4) für das Überleben der neugeborenen Kitze entscheidend wichtig. Um die Fettreserven nach der Geburt wieder aufzufüllen, muß den Kitzen genügend Muttermilch zugänglich sein. Je kräftiger sie saugen, desto mehr Milch fließt (2.1.4) — bis zu einer gewissen oberen Grenze. Größere Kitze haben deshalb bei Schlechtwetter größere Überlebenschancen (5.2.1, 6.4). Für Schaflämmer sind diese Zusammenhänge seit langem belegt (UNDERWOOD und SHIER 1942, WALLACE 1948).

Die höchste nachgeburtliche Kitzsterblichkeit wurde mir aus einem Gebiet der Koralpe, in der Süd-Steiermark, bekannt. Auf Urgesteinen stockt dort in 700 bis 1500 m Höhe über 90 % Fichte. Gute Winterfütterung hält die Tiere im Gebiet. Sie ist aber im Frühling nicht mehr wirksam. Zehn untersuchte erwachsene Geißen hatten alle je zwei Gelbkörper. Auf der Grundlage jahrelanger Beobachtungen wurden im Herbst jedoch nur etwa 0,5 aufgewachsene Kitze pro erwachsene Geiß festgestellt.

Wohl erstmals in ihrem quantitativen Bezug erfaßt, ist die Zahl der im Rehgatter perinatal gestorbenen Geißen. Fünf von 109, d. h. 4,6 % der vorhandenen trächtigen Geißen, starben im Zusammenhang mit der Geburt. Drei davon wurden gefunden. Die beiden anderen waren hochträchtig noch regelmäßig, dann aber nicht mehr zu beobachten. — 1977 wurde ein, bei der Geburt gestorbenes, erstmals ge-

bärendes Weibchen gefunden. In diesem Jahr war mit 32 trächtigen Weibchen zu rechnen. Wandeler beschreibt neun Fälle solcher Geburtsstörungen beim Reh.

Bemerkenswert scheint, daß alle sechs erwähnten Todesfälle im Rehgatter bei hoher Geißendichte ab 1975 auftraten. Bezogen auf die ca. 86 Geburten dieser drei Jahrgänge machen sechs Todesfälle einen erheblichen Anteil aus (7,0 %). Doch ist der Zusammenhang zwischen Wilddichte und Fehlgeburt nicht eindeutig: die Geißen Nr. 211 und Nr. 90 starben 1976 in Gebieten, in denen sie die einzigen weiblichen Tiere waren und in denen sich auch die Anzahl nicht territorialer Böcke und Jährlinge neben den vorhandenen territorialen Böcken in Grenzen hielt.

Nicht jeder Frucht-Tod führt unweigerlich zum Tod der Mutter. Ich beobachtete im Rehgatter und in der Rehfarm je einen Fall, in denen bereits teilweise mazerierte Früchte im Laufe von mindestens sieben (Rehfarm) bzw. 28 Stunden ausgetrieben wurden. Beide Geißen erholten sich gut (ELLENBERG 1977b, p. 190). Eine normale Geburt dauert dagegen vom ersten Austritt der Fruchtblase, bis zum Reißen der Nabelschnur, nur größenordnungsmäßig eine, ausnahmsweise bis zu zwei Stunden (vgl. auch BUBENIK 1965). Das zweite Kitz und die Nachgeburt folgen dann wesentlich rascher. Es gibt auch steril mumifizierte Föten im Uterus gesund wirkender Geißen („Steinfrüchte"). WANDELER erwähnt zwei solche Fälle. Nach ihrer Gewichtsentwicklung und dem Futterverzehr zu schließen, resorbierten zwei Geißen aus der Rehfarm ihre anscheinend schon weit entwickelten Föten im April bzw. Mai, ohne sie auszutreiben. Sie wurden trotz Kontaktes mit Böcken zur Brunftzeit in den zwei bzw. drei folgenden Sommern nicht wieder trächtig.

Tabelle 28

Todesursachen im Rehgatter Stammham — Dezember 1971 bis Dezember 1976

| Ursache | Kitze Mai-Aug. | Kitze Sept.-April | Alter 1j | 2j | 3j | 4j | >5j | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Unfall | — | 5 | 2 | 2 | 1 | — | 1 | 11 |
| Abschuß | 1 | 3 | 3 | 3 | 1 | — | 1 | 12 |
| „Eingriff" | 1 | 8 | 5 | 5 | 2 | — | 2 | 23 |
| Durchfall | — | 3 | 5 | 6 | 2 | 1 | 7 | 24 |
| Winterfallwild (ohne Durchfall) | — | 15+ | — | — | — | 1 | 2—4 | 18—20 |
| Alterstod | — | — | — | — | — | — | 7—5 | 5—7 |
| Forkelverletzung | — | — | — | — | 1 ♂ 1 ♀ | — | — | 2 |
| Fuchs, Sau | 3+ | 5 (Fuchs) | — | — | — | — | — | 8 |
| kurz nach Geburt | ca. 8 | — | — | — | — | — | — | ca. 8 |
| Perinatal | ca. 11+ | — | — | 2 ♀ | 2 ♀ | 1 ♀ | — | ca. 16 |
| Zwischensumme | 22+ | 23 | 5 | 8 | 6 | 3 | 16 | 83 |
| Verschollen | ? | 3 | 8 | — | — | 1 ♀ | 1 ♂ | 13 |
| Natürliche Ursachen | 22+ | 26 | 13 | 8 | 6 | 4 | 17 | 96 |
| Summe | 23+ | 34 | 18 | 13 | 8 | 4 | 19 | 119 |

### 6.3.2 Überlebensraten von Kitzen in Abhängigkeit von der Konstitution der Mutter

Wandeler hat 1975 die exakteste Studie zu diesem Thema vorgelegt, die mir bisher bekannt wurde. Er untersuchte trächtige Geißen auf dem Seziertisch und die Anzahl Kitze pro Geiß im Sommer im Hügelland des Kantons Bern.

Nach seinen Ergebnissen ist die Kitzmortalität nach der Geburt wesentlich höher als die Fötenmortalität vor der Geburt. Präimplantationsverluste betragen höchstens 1,5 % bei gesunden, jedoch zwischen 15 und 22 % bei kranken Rehen. Postimplantationsverluste (Mazeration, Abort) fand Wandeler nur bei kranken Rehen. Die meisten dieser Fälle sind seiner Meinung nach mit dem Tod der Mutter verknüpft und wirken sich deshalb auf die später beobachtbare Anzahl Kitze pro Geiß nicht aus. — Mazerierte Föten fanden wir jedoch bei einer von 31 gesunden Geißen im Februar.

Die Zahl der Nachkommen pro adulte Geiß liegt im Kanton Bern nach den ersten Wochen der Kitzentwicklung um 20 % niedriger als die Zahl der Föten pro trächtiges Weibchen. Die Ursachen für diese Kitzmortalität sind vielfältig und werden von Wandeler aufgeschlüsselt. Im Rehgatter Stammham beträgt dieser Verlust etwa 38 von maximal 188 geborenen Kitzen (1972—1976), also ebenfalls ungefähr 20 %. — Für diese „maximale" Geburtenrate wurden die Daten der Tabelle 3 im Anhang zu Grunde gelegt, einschließlich aller Unsicherheiten.

Wahrscheinlich ist diese Übereinstimmung der geschätzten Verlustraten zufällig, denn die Mortalität der Kitze ist zu einem großen Teil mit ihrem Geburtsgewicht korreliert (6.3.1.2). Da eine Korrelation des Geburtsgewichts mit dem Lebendgewicht der Mutter besteht (5.1.2), erstmals gebärende Mütter im Rehgatter aber normalerweise noch nicht voll ausgewachsen waren (5.2), müßte die frühe Kitzsterblichkeit bei den Nachkommen zweijähriger Mütter größer sein als bei denen älterer Mütter. Dies ist anscheinend tatsächlich der Fall (Tabelle 29). Nach Abschluß der Säugezeit lassen sich keine signifikanten Unterschiede in der Mortalität beider Kitzgruppen mehr nachweisen. Die meisten Verluste geschehen anscheinend während der Geburt und bis zu etwa 48 Stunden danach („perinatal"), sowie in den folgenden etwa zwei bis drei Wochen („kurz nach der Geburt", Tab. 28).

Tabelle 29

Überlebens- und Verlustraten (in Klammern) b) der Kitze erstmals gebärender und älterer Mütter a) (Rehgatter Stammham, 1972—1975; Angaben in Prozent)

| Alter der Kitze | 0 | 2 | 7 | 11 | 19 | 31 | Monate |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 100—107 Kitze (= 100 %) älterer Mütter | 100 | 92—86 | 87—81 | 63 | 52 | 43 | Überlebensprozent |
| | | (11) | (6) | (25) | (17) | (17) | (Verlustrate) |
| 35—38 Kitze (= 100 %) erstmals gebärender Mütter | 100 | 69—63 | 63—58 | 40 | 31 | 28 | Überlebensprozent |
| | | (34) | (8) | (34) | (22) | (10) | (Verlustrate) |

a) Bei „sehr alten" Müttern nehmen die Kitzverluste wieder zu: 1975: Geiß Nr. 373; 1976: Geiß Nr. 104; 1977: Geißen Nr. 376, Nr. 308. Diese Geißen waren trächtig, führten aber im Sommer keine Kitze.

b) In Prozent der Lebenden zu Beginn des betrachteten Zeitabschnitts.

Hierbei spielt sicher auch die Qualität der Aufzuchtgebiete eine Rolle, die bei hoher Wilddichte bei erstmals gebärenden Weibchen wegen der Verdrängung schlechter ist als bei älteren (4.2.4.5, 6.4.3). So ließ sich 1972 bei relativ geringer Geißendichte (13 trächtige Weibchen auf 133 ha Gatter) eine sehr geringe Kitzmortalität nachweisen: sieben erstmals gebärende Geißen zogen insgesamt zwölf Kitze auf. Nur eins, höchstens zwei Kitze, waren im Sommer gestorben. Dieser Aufzuchterfolg wurde bei höherer Wilddichte später nicht wieder erreicht. — Fünf von diesen sieben erstmals gebärenden Geißen 1972 gehören allerdings auch zur schwereren Hälfte ihres Jahrgangs, der im Dezember 1971 aussortiert worden war.

Der schlechte Aufzuchterfolg erstmals gebärender Geißen ist in erster Linie auf ihre schlechte Konstitution zurückzuführen. Die Wilddichte selbst spielt mit ihren eventuellen „Streß"-Effekten anscheinend eine geringere Rolle. Hierfür spricht der hohe Aufzuchterfolg einiger schwerer erstmals gebärender Geißen bei hoher Wilddichte 1976. 1975 war bei etwa gleicher Dichte trächtiger Weibchen wie 1976, aber bei geringeren Gewichten der erstmals gebärenden, der Aufzuchterfolg wesentlich geringer (Tab. 30). Die Korrelation zwischen mittlerem Gewicht und Aufzuchter-

Tabelle 30

Aufzuchterfolg erstmals gebärender Geißen als Funktion ihres mittleren Lebendgewichts (Rehgatter Stammham).

| Aufzucht Sommer | Anzahl zweijähriger Geißen | mittleres Gewicht mit 19 Monaten | Kitzrate (lebende Kitze im August) in % der zweijährigen Geißen |
|---|---|---|---|
| 1972 | 7 | 22,2 | 171 |
| 1973 | 5 | 21,3 | 60 |
| 1974 | 11 | 21,6 | 64 |
| 1975 | 7 | 20,9 | 14 |
| 1976 | 4 | 21,7 | $\geqq$ 100 |

folg der erstmals gebärenden Weibchen beträgt für die fünf Sommer 1972—1976 etwa r = 0,95. — Dichteffekte im engeren Sinne (von Holst 1969, 1973) dürften in freier Wildbahn beim Aufzuchterfolg von Rehen wohl nur ausnahmsweise (Kurt 1968 b) eine wesentliche Rolle spielen. Die Anzahl trächtiger Geißen war im „Rehgatter" maximal 26, im „Umgriff" sogar 80 pro 100 ha Wald, bei immer noch bedeutenden Aufzuchterfolgen (vergl. Ellenberg 1974 b).

Auch bei dem von Sägesser und Kurt (1966) beschriebenen „Expositions-Effekt" hatte wohl das Nahrungsangebot wesentlichen Einfluß, denn die phänologische Entwicklung der Pflanzendecke ist in Nord- und Ost-Exposition (mit normalerweise geringerer Geißendichte und schlechterem Aufzuchterfolg) gegenüber Süd- und West-Exposition verspätet (Schreiber 1969). Die Pflanzenproduktion ist — abhängig von der Gesamtstrahlung photosynthetisch verwertbaren Lichts — ebenfalls verschieden (Heinz Ellenberg 1973). Die Pflanzengesellschaften des Waldrandes sind in nördlichen Expositionen für Pflanzenfresser ungünstig ausgeprägt (Dierschke 1974). Diese Unterschiede müssen sich auf die körperliche Entwicklung der Rehmütter auswirken.

Da weibliche Rehkitze auch bei erstmals gebärenden Müttern in der Regel leichter sind als männliche (5.2.1.2) unterliegen sie wahrscheinlich auch einer höheren Mortalität in den ersten Lebenstagen. Dies könnte bei kleinwüchsigen Populationen in ungünstiger Umwelt zu einer merklichen Verschiebung der Geschlechterverhältnisse zugunsten der Männchen führen. KURT (1968 b) hat verschobene Geschlechterverhältnisse in freier Wildbahn gefunden und mit größerer Krankheitsauffälligkeit weiblicher Kitze in kühl-feuchter Exposition erklärt. — Die Verschiebung der Geschlechterverhältnisse hat aber noch bemerkenswerte andere Ursachen. Sie wird später ausführlicher behandelt (6.5).

### 6.4 Nachwuchsraten

Überlebensraten und Lebenserwartung einer Rehpopulation werden, wie gezeigt werden konnte, wesentlich beeinflußt vom Erfolg bei der Kitz-Aufzucht. Deshalb ist es sinnvoll, die Nachwuchsraten und ihre Abhängigkeit von äußeren Umständen, genauer zu untersuchen.

Reproduktionsraten können innerhalb derselben Population in verschiedenen Jahren bemerkenswerten Schwankungen unterliegen. Überdies variieren sie unter Umständen von Biotop zu Biotop.

Dies ist in vielen Populationsuntersuchungen nachgewiesen; z. B. für Wildschweine (OLOFF 1955), Rotwild (VALENTINCIC 1960) und Rehwild (STRANDGAARD 1972 a, b). JENKINS et al. (1963) und LACK (1966) geben gute Überblicke zu diesem Thema bezüglich Vogelpopulationen; SADLEIR (1969) behandelt wildlebende und domestizierte Säugetiere. Untersuchungen, die „arttypische“, „mittlere“ Zuwachsleistungen in einem größeren Gebiet und über einen längeren Zeitraum ermitteln, werden dem Problem der Populationsdynamik bei allen unbestreitbaren Verdiensten nur beschränkt gerecht (z. B. BORG 1970, WANDELER 1975), denn in einem konkreten Revier muß man mit Abweichungen rechnen.

Reproduktionsraten sind Schlüsselfaktoren für die Populationsdynamik. Das Wesentliche an Schlüsselfaktoren ist ihr schwankender Effekt, nicht ihre Höhe (SCHWERDTFEGER 1968).

Es lassen sich mehrere Reproduktionsraten definieren: z. B. Ovulations-, Befruchtungs-, Trächtigkeits-, Geburten-, Kitz-, Jährlingsraten. Sie werden bezogen auf die Anzahl der Weibchen im reproduktionsfähigen Alter. Etwa in der eben genannten Reihenfolge sind sie zunehmend schwieriger exakt zu erfassen, aber gleichzeitig auch für das Management von Rehwild von zunehmend größerer Bedeutung. — Wegen der im Prinzip bekannten Zusammenhänge (s. o.) wird die folgende Übersicht zunächst bewußt knapp gehalten.

#### 6.4.1 Ovulations- und Befruchtungsraten

Ovulations- und Befruchtungsraten lassen sich durch histologische Untersuchungen am Ovar und die Zählung der Corpora lutea (Gelbkörper) ermitteln. Befruchtungsraten sind bei Rehen und größeren Wiederkäuern schon makroskopisch oder mit zehnfacher Lupe hinreichend genau zu ermitteln (WANDELER 1975, SCHRÖDER 1976), sofern mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf, daß keine brunftenden Tiere mehr in die Untersuchung einbezogen werden. Diese Voraussetzung dürfte für Rehe erfüllt sein, falls nur Tiere, die nach etwa dem 15. September erlegt wurden, berücksichtigt werden.

Die Zahl der Gelbkörper pro Weibchen ist alters- und gewichtsabhängig.

Bei weiblichen Rehkitzen im ersten Lebensherbst gehören Gelbkörper zu den Ausnahmen. Manchmal findet man bei körperlich gut entwickelten Kitzen bereits einzelne Gelbkörper. Sie dürfen mindestens als Hinweis für eine erfolgte Ovulation gewertet werden. Mir sind folgende Gelbkörperraten bei Kitzen bekannt: 3 von 14 in der Mehrzahl gut entwickelten Herbstkitzen (ab Oktober) im Versuchsrevier Achenkirch/Tirol. 4 von 67 Kitzen in Bayern (Georgii), 5 von 60 Kitzen im Kanton Bern (Wandeler).

Schmalrehe (ca. 1,5jährig) haben normalerweise geringere Gelbkörper-Raten als ältere Weibchen (Andersen 1953, Prior 1968, Borg 1970, Strandgaard 1972b, Georgii 1974, Wandeler 1975, eigene Untersuchungen). Wandeler zeigte überdies, daß die Zahl akzessorischer Gelbkörper bei älteren Geißen leicht ansteigt, was in früheren Untersuchungen nicht berücksichtigt wurde. Akzessorische Corpora lutea treten vorwiegend nach erfolgter Implantation, beim Reh also etwa um Neujahr (5.1.1), auf (Wandeler). Sie stören deshalb bei Ermittlungen im Herbst nur wenig. Für erwachsene Rehweibchen (zweieinhalb Jahre und älter) werden recht unterschiedliche Gelbkörperraten angegeben: Schweden 2,5, England 2,1, Dänemark 2,0, Bayern 1,9, Kanton Bern 2,2, Nürnberger Reichswald 1976 weniger als 1,25, 1977 etwa 1,54 (eigene Untersuchungen n = 16 bzw. 12) Corpora lutea pro adulte Geiß. Bei gut eineinhalbjährigen Weibchen wurden im Durchschnitt in Schweden etwa 2,2, im Nürnberger Reichswald null bis 0,25 Gelbkörper gefunden. Ein geographischer Trend läßt sich aus diesen Zahlen nicht ableiten. Die Gelbkörperraten scheinen vielmehr mit dem Gewicht der Geißen positiv korreliert zu sein. Die schwedischen Rehe sind die schwersten, die Nürnberger mit etwa 12,5 kg („aufgebrochen", erwachsene Geißen) die leichtesten. Für eine solche Korrelation würden auch die generell geringeren Gelbkörperraten bei Schmalrehen und Kitzen im Vergleich zu ausgewachsenen Geißen sprechen.

### 6.4.2 Trächtigkeits- und Geburtenraten

Trächtigkeitsraten sind für Rehe in Deutschland aus administrativen Gründen schwierig zu ermitteln, da die Eiruhe erst Ende Dezember abgeschlossen wird und sich die Föten erst ab Januar meßbar entwickeln (5.1.1). Die Jagdzeit auf weibliches Rehwild endet aber, nach Ländern verschieden, am 31. Dezember oder am 31. Januar. — In den Niederlanden werden Geißen dagegen von Januar bis Mitte März bejagt. Andersen, Strandgaard, Prior, Borg und Wandeler (s. o.) machen auch Angaben über Trächtigkeitsraten. Diese sind nach der sehr sorgfältigen Studie von Wandeler bei gesunden Rehweibchen nur unwesentlich kleiner (1,5 %) als die Gelbkörperraten (6.3.2). Auch Fötenverluste nach der Implantation bis zur Geburt sind bei gesunden Rehgeißen minimal (6.3.2). Aus Gelbkörperraten lassen sich demnach die Geburtenraten mit geringem Fehler vorhersagen.

Der Vollständigkeit halber seien die von mir in den Stammhamer Versuchsgehegen ermittelten Trächtigkeitsraten hier angegeben (Tabelle 31). Die Zahlen sind insgesamt noch gering. Doch machen sie — abgesehen von den Ausnahmefällen (trächtiges Kitz, Geltgeiß, gesunde Geiß mit abgestorbenen Föten) — die Abhängigkeit der Reproduktionsraten von den Ernährungsmöglichkeiten erneut deutlich.

Tabelle 31

Trächtigkeitsraten aus den Stammhamer Versuchsgehegen. — Anzahl Föten in Prozent der trächtigen Weibchen. (In Klammern: Anzahl untersuchte Fälle.)

| Alter<br>Ort | Kitze | erstmals trächtige | ältere Geißen | zusammen (ohne Kitze) |
|---|---|---|---|---|
| Großgehege ohne besondere Fütterung | 0 (3) | 167 (3) | 167 (3) a) | 167 (6) |
| Rehgehege mit Automatenfütterung | 8 (12) b) | 167 (6) | 200 (18) c) | 192 (24) |
| Rehfarm d) | 0 (11) | 193 (14) | 242 (12) | 215 (26) |

a) Eine vierte, nicht auffällig kleine Geiß, dreijährig, erlegt im April, war ohne Gelbkörper und ohne Föten: eine der sehr seltenen echten „Geltgeißen".

b) Eines der Kitze war trächtig: erlegt 13. Februar, 16,5 kg Lebendgewicht (an der oberen Grenze der damals bekannten Kitzgewichte). Kopfrumpflänge des männlichen Fötus 81 mm.

c) Eine Geiß mit zwei in Resorption begriffenen Föten von 46 und 105 mm Länge (Anfang Februar) wurde mit berücksichtigt.

d) Weitgehend aus Geburtenraten erschlossen.

Sattler (1966) legt zu diesem Thema umfangreiches Material vor. Seine Ergebnisse wurden von Gossow (1976) ausführlich zitiert.

Sind schon Kitze mit Gelbkörpern nicht häufig, so dürften trächtige Kitze bei Rehen zu den Ausnahmen zählen. Borg, Strandgaard und Wandeler fanden in ihrem großen Material je ein solches Tier. Es handelte sich stets um relativ großwüchsige Tiere. — Die meisten Föten trächtiger Kitze gehen wohl kurz nach der Geburt zugrunde, denn schon die Sterblichkeit der Kitze erstmals gebärender zweijähriger Geißen kann beträchtlich sein (6.3.2). Ein in freier Wildbahn als Kitz markiertes Schmalreh, das im Alter von 16 Monaten im September seinerseits ein Kitz führte (Kalchreuter 1975, 1977), gehört zu den absoluten Seltenheiten. Möglicherweise wurde das Kitz nach dem Verlust seiner Mutter von dem Schmalreh adoptiert (4.3.2)? Der Zusammenhang zwischen dem Körpergewicht — als Ausdruck der im jeweiligen Biotop gegebenen Ernährungs- und damit Wachstumsmöglichkeiten — und der Trächtigkeitsrate wurde an vielen Wildarten ohne verzögerte Implantation hinreichend belegt, z. B. für Whitetailed deer (Cheatum a. Severinghouse 1950) und Rotwild (Kröning und Vorreyer 1957, Mitchell und Brown 1973). Sadleir (1969) gab einen umfassenden Literaturüberblick.

Die Zahl der Geburten im Revier läßt sich in freier Wildbahn recht gut bestimmen, denn trächtige Geißen sind in den letzten Wochen vor der Geburt auffällig dick und haben eine — im Vergleich zu Schmalrehen — erkennbar konvexe Bauchlinie (Abb. 7). Lediglich erstmals trächtige Weibchen sind manchmal nicht sicher oder erst kurz vor dem Setzen als trächtig zu erkennen. Oft verlieren sie ihre ersten Kitze kurz nach der Geburt. Zweckmäßigerweise sollten die später beobachtbaren Nachwuchsraten auf diese Zahl, die im Frühjahr trächtigen Weibchen, bezogen werden. Ein Bezug auf alle vorhandenen weiblichen Tiere, einschließlich der noch nicht gebärfähigen Schmalrehe, ist wegen des von Jahr zu Jahr und von Ort zu Ort wechselnden Schmalrehanteils abzulehnen.

Obwohl die Anzahl der Geburten gut feststellbar ist, läßt sich die Zahl der geborenen Kitze im Freiland nur als Minimalwert erfassen (vgl. WANDELER 1975). Das zarte Gewebe tot geborener oder früh gestorbener Kitze mazeriert bei den bereits relativ hohen Temperaturen während der Setzzeit sehr rasch oder es wird von Füchsen und anderen Aasfressern vertilgt.

Wir fanden z. B. eine bei der Geburt gestorbene Geiß Anfang Juni, drei Tage nach der letzten Lebendbeobachtung. Wenige Meter neben ihr lagen die schon fast vollständig skelettierten Reste zweier Kitze. Hautfetzen bedeckten Teile des Skeletts. Muskelgewebe und Eingeweide waren nur noch in Resten nachweisbar. Nacktschnecken und Käfer hatten wohl die wesentliche Arbeit geleistet. Aasfliegenmaden wimmelten in der offenbar säftedurchtränkten Bodenstreu.

Im Rehgatter Stammham wurde durch direkte Beobachtung der Kitze zum frühestmöglichen Zeitpunkt eine Mindest-Geburtenrate von 1,8 bis 1,9 Kitzen pro „ältere Geiß“ und von 1,2 bis 1,4 Kitzen pro erstmals gebärende Geiß bestätigt (Tabelle 3 und 4 im Anhang). Diese Werte sind um 5 bis 10 bzw. 14 bis 27 % geringer als die belegten Trächtigkeitsraten (Tab. 31). Es ist deshalb mit einer höheren Perinatal- und „frühen“ Kitzsterblichkeit zu rechnen als in der Tabelle über Todesursachen ausgewiesen (Tab. 28). Über verschieden hohe Sterblichkeit der Kitze erstmals gebärender und älterer Rehmütter wurde berichtet (Tab. 29), ebenso über den vom Gewicht der Mutter abhängigen Aufzuchterfolg, insbesondere bei erstmals gebärenden Weibchen (Tab. 30).

### 6.4.3 Kitzraten und Kitzgewichte als Funktion ökologischer Faktoren

Als Kitzrate wird von nun an ausschließlich die Zahl der Kitze verstanden, die sich noch im Spätherbst bestätigen läßt. Sie wird bezogen auf die Zahl der im Frühjahr gebärfähigen Mütter. Diese Kitzrate könnte man als „tatsächliche“ der „potentiellen“ gegenüberstellen, welche durch die Zahl der geborenen Kitze gegeben ist. Nur unter günstigsten Bedingungen werden alle Kitze überleben. Aus der Differenz zwischen der im Spätherbst beobachtbaren Kitzrate und der Trächtigkeitsrate oder der Gelbkörperrate lassen sich deshalb weitere Hinweise gewinnen auf die Lebensbedingungen der betrachteten Rehpopulation im Sommerhalbjahr.

#### 6.4.3.1 Die Wirkungen des Gewichts der Mutter

Früher wurden Zusammenhänge zwischen Kitzraten und dem Lebendgewicht der Mutter dargestellt (ELLENBERG 1974 b, 1977 b). Sie seien hier der Vollständigkeit halber nochmals aufgeführt, bzw. an weiterem Zahlenmaterial erneut bearbeitet.

Differenziert man nach den im Rehgatter im Dezember gewonnenen Lebendgewichten bei weiblichen Kitzen, die ja später potentiell selbst Mütter werden, so läßt sich folgende Reihe aufstellen:

7 Kitze starben bereits in ihrem ersten Lebenswinter, bevor sie überhaupt trächtig werden konnten. Ihr mittleres Gewicht betrug 12,4 ± 0,4 kg (Max. 14,3, Min. 11,3; siehe Kapitel 5.1.4).

4 Tiere wurden erst mit 27 statt wie üblich, mit 15 Monaten trächtig. Ihr mittleres Gewicht war 13,1 ± 0,5 kg (Max. 14,5, Min. 12,0).

Die 23 Weibchen, die im Alter von 15 Monaten normal befruchtet wurden, wogen als Kitze im Dezember 14,6 ± 0,3 kg (Max. 17,0, Min. 11,0).

Von diesen 23 Tieren konnten 8 ihre ersten Kitze nicht aufziehen. Das Mittelgewicht die-

ser 8 Geißen war im Alter von 7 Monaten 13,1 ± 0,4 kg (Max. 14,5 Min. 11,0) und damit sehr ähnlich dem Gewicht der nicht trächtig gewordenen (s. o.). 9 der 23 trächtigen Tiere zogen je 1 Kitz auf, weitere 6 führten im Alter von 30 Monaten je 2 Kitze. Die Gewichte dieser beiden Gruppen im Kitzalter waren 15,2 ± 0,4 kg (Max. 17,0, Min. 13,7) bzw. 15,9 ± 0,2 kg (Max. 16,5, Min. 15,0).

Im Vergleich dazu zog die Mehrzahl der Rehweibchen in der „Farm" nach ihrer ersten Geburt je zwei Kitze groß. Das mittlere Gewicht dieser Gruppe in ihrem ersten Dezember betrug 17,6 ± 0,4 kg (Max. 20,0, Min. 13,8; 16 Tiere, Jahrgänge 1972, 1974, 1975).

Zukünftiger Aufzuchterfolg läßt sich also bereits aufgrund der Gewichte im Kitzalter vorhersagen.

Eine sehr ähnliche Korrelation zum Aufzuchterfolg ließ sich auf der Basis der Schmalrehgewichte im Dezember (Alter der Tiere = 19 Monate) berechnen.

Die mit zwei Jahren nicht führenden Weibchen wogen als Schmalreh am wenigsten („nicht trächtig", n = 6, und „Perinatalverlust", n = 14, zusammen n = 20: 19,7 ± 0,4 kg, Min. 15,8, Max. 22,8).

Die Tiere, die im Alter von zweieinhalb Jahren je zwei Kitze führen, waren als Schmalreh am schwersten (n = 11: 22,7 ± 0,5 kg, Max. 25,1, Min. 21,0).

Führt man als Qualitätsparameter das Gewicht der aufgezogenen Kitze ein und setzt als Untergrenze für „gute" Kitze ein Dezembergewicht von 16 kg lebend, für „schlechte" Kitze ein Höchstgewicht von 13,0 kg fest, so läßt sich weiter differenzieren.

Erstmals führende Weibchen, die mindestens ein „gutes" Kitz aufzogen, wogen als Schmalrehe im Dezember im Mittel 24,4 kg (n = 3), diejenigen mit einem „schlechten" Kitz 21,7 kg (n = 6). — Dieser Zusammenhang gilt auch für ältere Geißen: Weibchen mit „guten" Kitzen wogen im Dezember vor der Geburt 24,8 ± 0,3 kg (n = 18, Max. 26,8, Min. 22,5; Geiß 376 nicht berücksichtigt, s. u.); Weibchen mit „schlechten" Kitzen sind nur 22,7 ± 0,2 kg (n = 10, Max. 23,2, Min. 21,5) schwer. — Die Werte aus der Rehfarm bestätigen die bisherigen Angaben. Die dortigen Geißen zogen alle „gute" Kitze auf. Sie wogen im Dezember vor der Geburt 25,1 ± 0,7 kg (n = 12, Max. 29,4, Min. 22,0).

Bei den bisher angegebenen Zahlen wurden nur gemessene Gewichte, keinerlei Schätzwerte verwendet, wie in Einzelfällen in früheren Veröffentlichungen. — Schätzwerte in den Tabellen im Anhang, treffen auf ca. 1 kg genau zu.

Auf diese Weise ist folgende Aussage gut belegt: Je größer die Rehmütter sind, desto mehr und desto „bessere" Kitze können sie aufziehen. Je früher die Jungweibchen hohe Gewichte erreichen, desto erfolgreicher tragen sie zur Nachwuchsrate der Population bei.

Die Gewichtsunterschiede zwischen den erfolgreich und den erfolglos Kitze aufziehenden Weibchengruppen sind mit 28 % (bezogen auf die geringste Erfolgsklasse) im Kitzalter am größten. Sie nehmen mit zunehmendem Alter ab (Schmalreh-Alter 15 %, Erwachsenen-Alter 9 %). Dies deutet auf die Beteiligung weiterer Faktoren, die außer dem Gewicht und dem Alter der Mutter den Kitz-Aufzuchterfolg beeinflussen. Fünf davon sind das Nahrungsangebot im Aufzuchtbiotop, das Geschlecht des Kitzes (vgl. 5.1.1, 5.1.2) die Anzahl der Geschwister, der soziale Status des Kitzes in der Mutter-Kitz-Gruppe und der soziale Status der Mutter innerhalb ihres Sippen-Verbandes (3.1.2, 4.2.4.2, 4.2.4.5). Die Wirkung dieser Faktoren soll kurz umrissen werden. Allen überlagert bleibt die Wirkung des Gewichts der Mutter. Die meisten Daten zu diesem Thema sind in der Abbildung 45 zusammengetragen.

#### 6.4.3.2 Die Wirkung des Nahrungsangebots im Aufzucht-Biotop

Der Einfluß des Nahrungsangebots auf Überlebensraten und Wachstum von Kitzen wurde ausführlich dargestellt (5.1). Hier sei lediglich auf einige Einzelfälle hingewiesen, die gleichzeitig erklären sollen, warum einige Werte in Abb. 45 nicht in die Regression mit einbezogen werden können.

Eine unserer leichtesten Rehmütter, Nr. 376, bewohnte in der Nordostecke des Geheges ein Mehrjahres-Homerange von etwa 15 ha. Im Zentrum dieses Gebietes stehen sieben isolierte Alteichen, Reste eines früheren Hains. Dies sind die einzigen fruchtenden Eichen im Rehgatter. Bei reichlicher „Eichelmast" werden die Kitze dieser Geiß im Verhältnis zum Gewicht ihrer Mutter ungewöhnlich groß[34]). Bei fehlender „Mast" fallen die Kitzgewichte jedoch nicht weiter auf, z. B. bei dem weiblichen Geschwisterpaar mit dem geringsten Gewicht in der Darstellung. — In der jagdlichen Praxis gibt es viele ähnliche Beobachtungen (z. B. KRAUSS, pers. Mittlg., aus dem Revier „Wettelsheim", Fränkischer Jura bei Weißenburg, auf der Grundlage langjähriger Beobachtungen).

#### 6.4.3.3 Die Wirkung der Geschwisterzahl

Einzeln aufgewachsene Kitze, auch solche, deren Geschwister früh starben, sind normalerweise schwerer als zu zweit oder gar zu dritt aufgewachsene (Abb. 45). Der Effekt ist besonders deutlich bei weiblichen Kitzen, wie gleich näher erläutert werden soll (6.4.3.4). Weibliche Einzelkitze entwickeln sich um 20 bis 30 Prozent besser als weibliche Kitze mit Brüdern. Auch unter männlichen Kitzen ist der Einzelkitz-Effekt deutlich. In einem sehr gut vergleichbaren Gruppenpaar, den männlichen Kitzen „unterlegener" (s. u.) Mütter, sind Einzelkitze im Mittel um ca. 1 kg oder etwa 8 bis 9 % schwerer als Kitze mit Geschwistern. — Ein weibliches Drillingskitz mit zwei größeren Brüdern, von denen nur einer gewogen werden konnte, ist auffällig leicht. Es wurde bei der Regression nicht berücksichtigt[35]).

#### 6.4.3.4 Die Wirkung des Geschlechts der Kitze

Männliche Rehe sind schon als Föten und bei der Geburt in der Regel etwa 7 bis 9 % schwerer als ihre weiblichen Geschwister (5.1.2, 5.2). Dieser Effekt ist bei den Nachkommen „unterlegener" (s. u.) Mütter deutlicher als bei den Kitzen „dominanter" Mütter.

Tabelle 32

Gewichtsdifferenzen bei Zwillingssätzen (Dezember, lebend)

| Kitze: | ♂/♂ | ♀/♀ | ♂/♀ total | ♂/♀ „dominante" Mütter | ♂/♀ „unterlegene" Mütter |
|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl Sätze gewogen | 9 | 7 | 20 | 14 | 5 |
| Differenz (kg) | 1,6 | 1,2 | 0,83 | 0,3 | 2,3 |
| Differenz in % des leichteren Partners | 10,5 | 8,6 | 5,7 | 2,0 | 16,1 |

[34]) Es handelt sich um die eckig eingeklammerten Werte oben links in beiden Darstellungen der Abbildung 45.

[35]) Eckig eingeklammert, Abb. 45 b, unten Mitte.

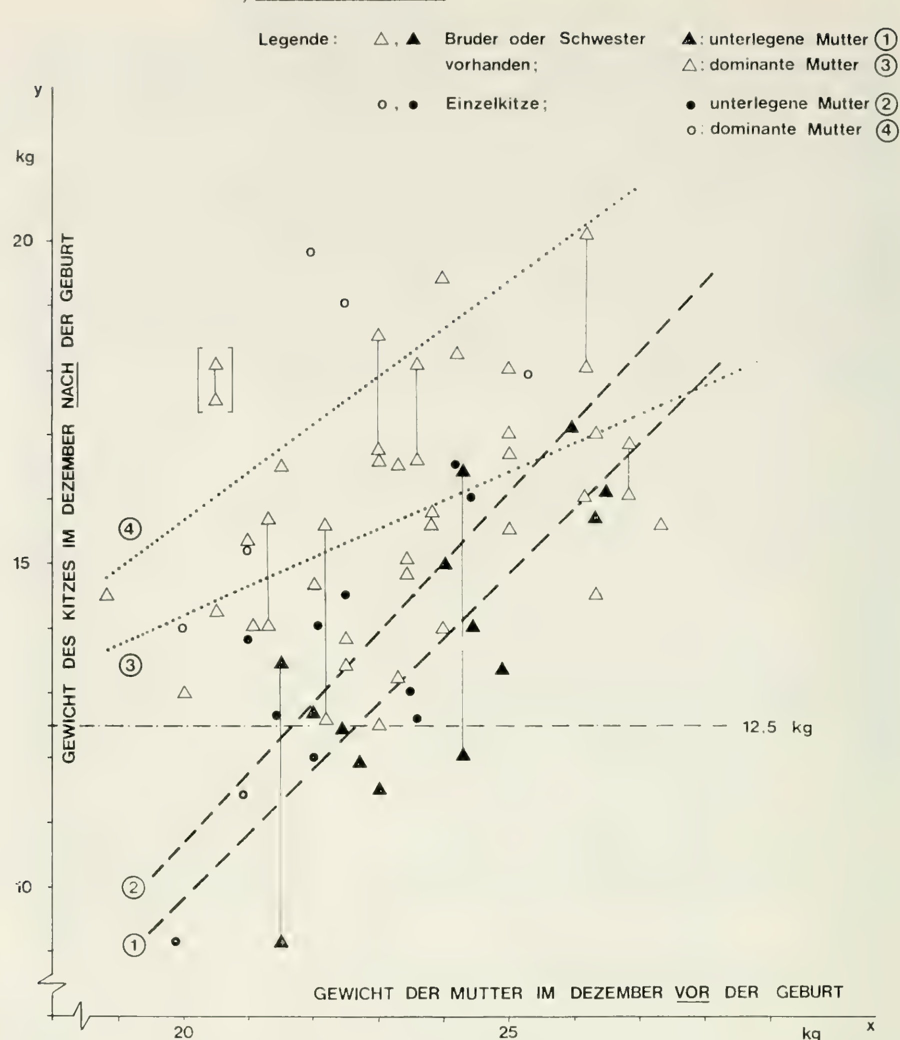
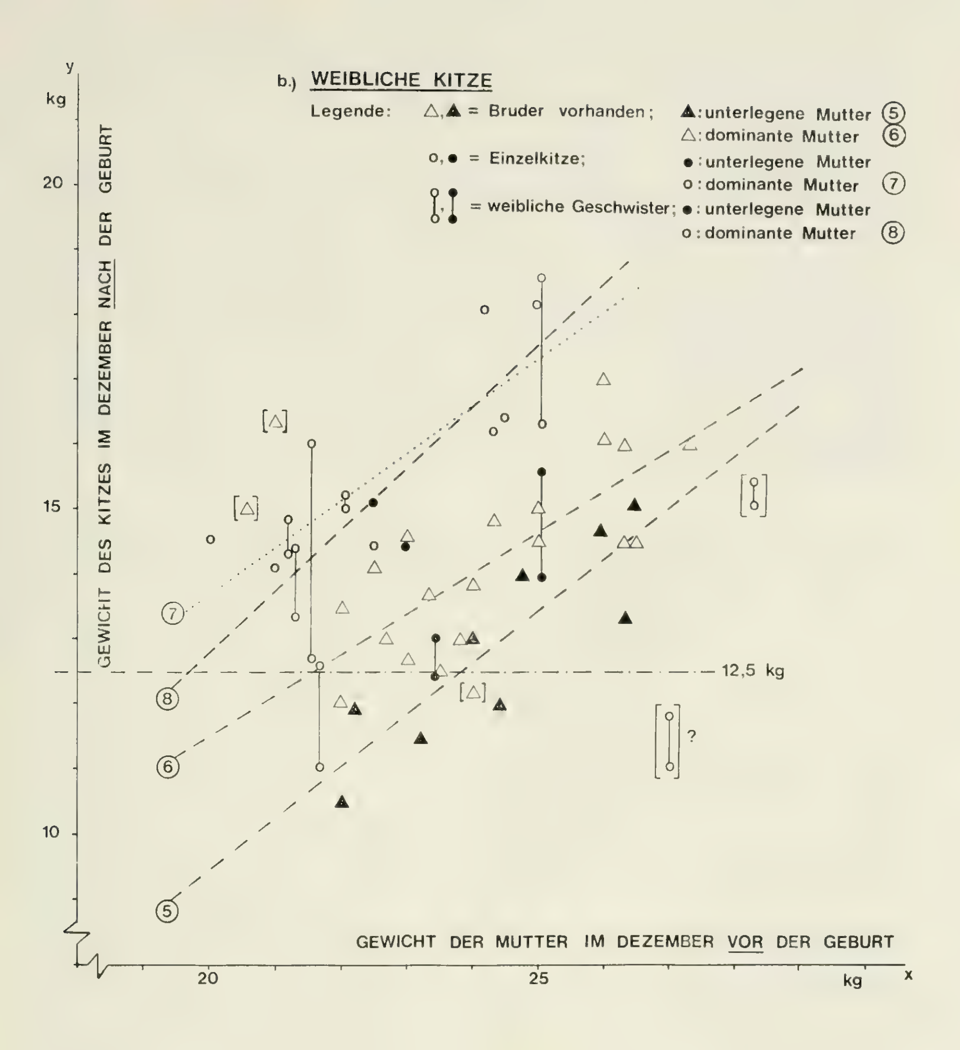



Abb. 45: Lebendgewicht der Kitze im Dezember als Funktion des Gewichts ihrer Mutter im Dezember vor der Geburt (Rehgatter 1972 bis 1976). — Modifizierende Faktoren sind: das Geschlecht der Kitze, die Anzahl der Kitze pro Mutter, die soziale Stellung des Kitzes im Mutter-Kitz-Verband und die soziale Stellung der Mutter im Sippenverband. — Weibliche Kitze mit Brüdern sind am leichtesten, besonders, wenn sie die Kinder unterlegener Mütter sind.

### 6.4.3.5 Die Wirkung der sozialen Stellung der Mutter

Unter Rehweibchen bildet sich innerhalb des Sippenverbandes eine fast immer auf Lebensalter begründete persönliche Rangabstufung. Ältere Weibchen sind jüngeren gegenüber dominant, bis sie als Greisin selbst keine Kitze mehr führen (3.1.2, 4.2.4.5).




Dort, wo die Struktur des Biotops es zuläßt, besetzen dominante ältere Weibchen normalerweise die besten Habitate mit Deckung und Nahrung in enger räumlicher Verzahnung. Sie verdrängen auf diese Weise die unterlegenen jüngeren Geißen in ungünstigere Gebiete (4.3.2). — Dominanz wurde deshalb für die Abbildung 45 dann angenommen, wenn im Sommerhomerange der betrachteten Geiß keine ältere Geiß (außer Greisin) mehr vorkam. Andernfalls galt die betrachtete Geiß als unterlegen. Es läßt sich nicht vermeiden, daß bei dieser Einteilung individuelle Kenntnis der Homeranges und des Verhaltens von Einzeltieren

eine gewisse zusätzliche, manchmal etwas subjektive Rolle spielt[36]). Doch bin ich nach bestem Wissen und so unvoreingenommen wie möglich vorgegangen.

Die Ergebnisse dieser Einteilung sind überraschend deutlich. Unterlegene Mütter führen im Spätherbst leichtere Kitze (und überdies im Durchschnitt weniger) als dominante. Der Unterschied beträgt z. B. für weibliche Kitze, die neben einem Bruder aufwuchsen, im Mittel 1,0 bis 1,5 kg (Abb. 45).

Aufschlußreich sind die Zusammenhänge bei männlichen Kitzen (Abb. 45a). Nur für die männlichen Kitze „unterlegener" Mütter lassen sich Korrelationen zwischen dem Gewicht der Mutter und dem des Kitzes ausreichend sichern. Sie erklären etwa 60 Prozent der Variabilität, wie die Spalte „$r^2$" in der folgenden Übersicht ausweist (Tab. 33). — Bei den männlichen Nachkommen dominanter Mütter scheint dagegen ein geringes Muttergewicht eine vergleichsweise nebensächliche Rolle zu spielen. Es gibt relativ schwere männliche Kitze auch von recht kleinen, aber dominanten Weibchen. Der Gewichtsunterschied zu den männlichen Kitzen unterlegener Mütter macht bei kleinwüchsigen Geißen etwa 4 bis 5 kg oder bis zu 50 % des Gewichts der kleineren Kitze aus. Nicht ein männliches und nur wenige weibliche Kitze dominanter Mütter wogen weniger als 12,5 kg im Dezember (Abb. 45). Vor allem die Nachkommen unterlegener Mütter sind deshalb als Winterfallwild gefährdet (5.1.4).

Tabelle 33

Gewicht der Kitze im Dezember (y) als Funktion des Gewichts der Mutter im Dezember vor der Geburt (x), unter Berücksichtigung der Dominanzverhältnisse im Sippenverband.
(Rehgatter Stammham 1972—1976)
lineare Regression: $y = a x + b$
lineare Korrelation: $r$, $r^2$, vgl. Abb. 45.

| Klasse | Anzahl Kitze | Regression a | Regression b | Korrelation r | Korrelation $r^2$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Männliche Kitze | 72 | | | | |
| (davon nicht berücksichtigt) | (2) | | | | |
| Bruder oder Schwester vorhanden: | 54 | | | | |
| Mutter dominant | 40 | 0,43 | 5,6 | 0,48 | 0,23 |
| Mutter unterlegen | 14 | 1,00 | —10,3 | 0,76 | 0,58 |
| als Einzelkitz aufgewachsen | 16 | | | | |
| Mutter dominant | 5 | 0,73 | 1,1 | 0,58 | 0,34 |
| Mutter unterlegen | 11 | 1,08 | —11,0 | 0,77 | 0,59 |
| Weibliche Kitze | 60 | | | | |
| (davon nicht berücksichtigt) | (7) | | | | |
| Bruder vorhanden: | 28 | | | | |
| Mutter dominant | 19 | 0,63 | — 1,1 | 0,78 | 0,61 |
| Mutter unterlegen | 9 | 0,80 | — 6,6 | 0,87 | 0,76 |
| als Einzelkitz aufgewachsen | 9 | | | | |
| Mutter dominant | 7 | 0,75 | — 1,3 | 0,84 | 0,71 |
| Mutter unterlegen | 2 | | | | |
| Schwester vorhanden: | 16 | | | | |
| Mutter dominant | 12 | 0,97 | — 6,9 | 0,68 | 0,46 |
| Mutter unterlegen | 4 | 1,2 | —15,5 | 0,85 | 0,72 |

---

[36]) Geiß Nr. 254 war z. B., obwohl ein Jahr jünger, dominant über Geiß Nr. 310.

### 6.4.3.6 Die Wirkung der sozialen Stellung des Kitzes

Die soziale Stellung des Kitzes kann im Verhältnis zum Sippenverband oder in Beziehung zu seinen Geschwistern gesehen werden. Im Sippenverband überträgt sich wohl weitgehend die Stellung der Mutter auf die des Kitzes (ESPMARK 1974). Im Rehgatter wurde auf diesen Zusammenhang nicht weiter geachtet (siehe aber 6.4.3.5).

Zwei Geschwisterpaare verloren im Rehgatter Ende Juli bzw. im September durch Unfälle ihre Mutter. Beide Male hatten die Kitze die Möglichkeit, sich verwandten, selbst Kitze führenden Geißen anzuschließen. Dies war aber doch wohl kein vollwertiger Ersatz. Der Kontakt zur Stiefmutter schien stets weniger eng als der dieser Geiß mit ihren eigenen Kitzen.

Drei dieser vier mutterlosen Kitze waren weiblich. Gemessen am erwarteten Gewicht, unter Berücksichtigung der Größe ihrer Mutter (Abb. 45), blieben sie um 1,3 bzw. um mindestens 2,5 kg in ihrer Entwicklung zurück. Letztere beide Weibchen wurden denn auch in Abbildung 45b besonders bezeichnet[37]). — Das männliche Kitz erreichte jedoch das erwartete Dezembergewicht, trotz des Verlustes seiner Mutter.

Männliche Kitze dominieren in der Regel über ihre Schwestern und gelegentlich, ab Winterende normalerweise, auch über ältere weibliche Tiere im Sprung, einschließlich ihrer Mütter (ESPMARK 1969, 1974, GEIGER u. KRÄMER 1973, eigene Beobachtungen).

Beim Vergleich der Regressionsgeraden in Abb. 45 für „weibliche Kitze mit Bruder" (Gerade „5") und für „männliche Kitze mit Geschwister" (Gerade „1"), jeweils Nachkommen „unterlegener Mütter", wird ein Gewichtsunterschied von ca. einem Kilogramm deutlich.

Die männlichen Einzelkitze dominanter Mütter sind bei unterschiedlichem Gewicht der Mütter stets etwa zwei Kilogramm schwerer als weibliche Einzelkitze. — Die gefundenen Unterschiede lassen sich allerdings mit einfachen statistischen Mitteln noch nicht sichern.

In drei weiblichen Geschwistergruppen mit auffällig großen Gewichtsunterschieden war das leichtere Kitz dem schwereren deutlich sozial unterlegen. Unter vier männlichen Geschwistergruppen, die hinreichend beobachtet werden konnten, traf dies für drei ebenfalls zu. Unter vier genügend bekannten Geschwistergruppen verschiedenen Geschlechts mit auffällig schweren Weibchen waren dreimal diese weiblichen über ihren Bruder dominant. In allen drei Fällen starb der Bruder in den folgenden Wochen als Winterfallwild (1mal) oder an Durchfall (2mal) und war möglicherweise zur Zeit der Beobachtung des Sozialverhaltens bereits kränklich. Bei den beiden leichteren und trotzdem dominanten Bockkitzen handelte es sich um „sensible", leicht erregbare Tiere. Beide wurden bereits im Alter von zwei Jahren territorial (Bock 202, Bock 76).

Aus den aufgeführten Beobachtungen darf man wohl schließen, daß neben der sozialen Stellung des Kitzes innerhalb der Mutter-Kitzgruppe auch sein Temperament Einfluß auf seine Gewichtsentwicklung ausübt.

### 6.4.4 Schlußwort zum Kapitel 6.4.3

Die im Kapitel 6.4 mitgeteilten Beobachtungen machen klar, daß mit schlechter Entwicklung der Kitze gerechnet werden muß, sobald die „günstigen" Biotope in einem Reh-Lebensraum ausgefüllt sind. Diese geringe Entwicklung betrifft am stärk-

---

[37]) Eckige Klammern. Weibliches Geschwisterpaar außen rechts. Zu diesen etwas deplazierten Werten trägt außerdem das extrem hohe Gewicht der Mutter bei, das sie im vorhergehenden Dezember nach einem Sommer ohne eigene Kitze hatte erreichen können.

Die beiden geringen Kitzgewichte unten rechts (Abb. 45 b) sind mir unerklärlich.

sten die weiblichen Kitze sozial unterlegener Mütter, besonders wenn sie neben einem dominanten Bruder aufwachsen müssen. Einige dieser gering entwickelten Kitze überschreiten nicht die 12,5 kg Lebendgewicht im Dezember, die im Untersuchungsgebiet nötig waren, um mit einer Wahrscheinlichkeit von mehr als 50 % den Winter zu überleben (5.1.4).

Um ein solches Kitz von 12,5 kg im Dezember aufzuziehen, muß eine Geiß nach den in Abb. 45 ermittelten Regressionen verschieden schwer sein, je nachdem es sich um ein männliches oder ein weibliches Kitz, ein Einzel- oder Zwillingskitz und um eine dominante oder unterlegene Mutter handelt. Bei Einzelkitzen reichen Muttergewichte von etwa 18,5 (♂) bis 21,0 kg (♀), bei Zwillingskitzen müssen die Mütter schon 21 bis 23 kg schwer sein und unterlegene Mütter müssen für denselben Erfolg mindestens 1 bis 2 kg mehr wiegen als dominante.

Diese Grenzen sind relativ. Sie können sich ziemlich sicher von Biotop zu Biotop verschieben. Im Nürnberger Reichswald wiegen erwachsene Geißen z. B. 15—17 kg lebend. Viele von ihnen bringen immerhin ein Kitz durch den Winter. Wahrscheinlich liegt aber auch die Gewichtsgrenze für Winterfallwild wegen des mildernen Klimas (ca. 8,5 statt 7,4° C mittlere Jahrestemperatur), dort niedriger als bei Stammham.

Die geringe Entwicklung der Kitze unterlegener Mütter bedeutet aber zumindest eine Verlangsamung des Populationsumsatzes (turnover), da schlecht entwickelte Jungtiere erst um ein Jahr oder mehr verspätet gegenüber dem üblichen Termin von 24 bis 30 Monaten, selbst Kitze erfolgreich aufzuziehen in der Lage sind. Bis dahin ist aber die Chance groß, daß die älteste Geiß im Gebiet stirbt und die jüngere ihren Platz in der Rangordnung und im Gelände einnehmen kann. Dies wiederum erhöht den Nachzuchterfolg der nachrückenden Geiß wesentlich, weil sie Zugang zu günstigeren Nahrungsquellen erhält.

Weibliche Kitze haben die besten Entwicklungsmöglichkeiten, wenn sie als Einzelkitze oder doch wenigstens von dominanten Müttern großgezogen werden. Weibliche Nachkommen unterlegener Mütter haben demgegenüber deutlich geringere Überlebenschancen. So bilden sich Weibchensippen vor allem in günstigen Habitaten.

Männliche (Einzel-)Kitze dominanter Mütter werden am größten. Sie sind gleichzeitig häufig „Frühentwickler“ (5.4). Als solche sind sie „für die Auswanderung geboren“. Sie kolonisieren neue Gebiete, obwohl die Wilddichte in der „Heimat“ noch nicht hoch zu sein braucht, und schaffen auf diese Weise Kristallisationspunkte für neue, explosive Populationsentwicklungen. So wird der „Einwanderungseffekt“ (5.4) noch klarer verständlich, der in allen bisher bekannten Gebieten, die von Rehwild neu in Besitz genommen wurden, zu so ungewöhnlich großen Böcken führte.

Wo dagegen kleinwüchsige Kitze gehäuft auftreten, dürfte die Biotopkapazität für Rehwild durch zu hohe Wilddichte deutlich überlastet sein.

### 6.5 Geschlechterverhältnisse

Je nach dem Anteil der Weibchen an der Gesamtpopulation variiert die Nachwuchsrate — bezogen auf diese Population — auch wenn die Kitzraten — bezogen auf die Zahl der trächtigen Weibchen — gleich sind.

In freier Wildbahn überwiegen häufig die weiblichen Tiere über die männlichen, sofern man sich auf die Adulten bezieht (z. B. LEUTHOLD 1977). Beim Reh bewohnen beide Geschlechter normalerweise ganzjährig dasselbe gemeinsame Gebiet. Dadurch

wird bei dieser Tierart die Anwendung des Begriffs „Geschlechterverhältnis (GV)" theoretisch wesentlich vereinfacht, im Gegensatz z. B. zu Damwild (HEIDEMANN 1975), Sika- (HORWOOD 1970, 1971) und Rotwild (BÜTZLER 1972, STAINES 1971) und zum Steinbock (NIEVERGELT 1966). Bei den genannten Huftierarten halten sich die Geschlechter normalerweise in getrennten Gruppen und oft in verschiedenen Gebieten auf. In vielen Populationen kommen sie nur zur Brunft oder unter äußerem Zwang zusammen. So werden Geschlechterverhältnisse bei diesen Arten nur dann aussagekräftig, wenn man sie auf sehr große Areale oder auf Jungtiere, die noch die Mutter begleiten, bezieht.

Auch bei Rehen wurden in allen mir bekannten exakten Freiland-Untersuchungen (ANDERSEN 1953, CUMMING 1966, PRIOR 1968, KURT 1968, 1970, BRAMLEY 1970, STRANDGAARD 1972, PADAIGA 1975) ein sogenanntes „tertiäres" Geschlechterverhältnis von männlich zu weiblich zwischen 1 zu 1,5 bis 1 zu 2,0 bei den erwachsenen Tieren festgestellt. Dies liegt nicht nur an dem häufig stärkeren Jagddruck auf männliches Wild, sondern hat seine Ursachen wohl vor allem in geschlechtsspezifischen Verhaltensunterschieden. Als Schlagwörter mögen hier „territoriale Böcke", und „sippenbildende Weibchen" genügen (3.1.1, 3.1.2, 4.2.4).

Überwiegend Böcke gibt es offenbar nur vorübergehend an der Peripherie sich ausbreitender Populationen (5.4) oder, unter jagdlichen Verhältnissen in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft perpetuiert, während der Sommermonate auf den Feldern zwischen Waldgebieten. Hier unterliegen die auswandernden Jungböcke einem starken Jagddruck, so daß das übersichtliche rehleere Gelände Jahr für Jahr neu dem Überschuß aus den Waldgebieten zur Verfügung steht. — Dort jedoch reguliert sich das tertiäre Geschlechterverhältnis trotz jagdlicher Eingriffe in einem Rahmen, wie er oben umrissen wurde. Die in der Jagdliteratur unisono erhobene Forderung nach einem Geschlechterverhältnis von 1:1 (z. B. NÜSSLEIN 1974) entbehrt damit einer ausreichenden Begründung, denn auch das Geschlechterverhältnis bei der Geburt ist alles andere als „selbstverständlich 1:1", wie unten gezeigt wird (6.5.2).

### 6.5.1 Einige Daten zum natürlichen tertiären Geschlechterverhältnis

STRANDGAARD (1972) fand in seiner freilebenden Rehpopulation, in der die Abwanderung unbehindert war, unter den eineinhalbjährigen und älteren Rehen im Dezember ein GV von 68 Böcken zu 137 Weibchen = 0,50:1. Unter den halbjährigen Kitzen betrug es dagegen 53:42 = 1,26:1. — BRAMLEY (1970) beobachtete in einer zu etwa zwei Dritteln individuell sichtmarkierten Population in freier Wildbahn während einer vierjährigen Feldstudie ein durchschnittliches GV von territorialen Böcken zu adulten Geißen von 0,52:1, während das GV bei den nicht territorialen Jährlingsböcken zu Schmalrehen von Jahr zu Jahr stark schwankte. — PADAIGA (1975) rechnete bei „natürlichen" Rehpopulationen im Baltikum mit einem GV im März (ohne Kitze des Vorjahres) von 0,6:1. Auch dieses wird sich noch dem eben genannten 0,5:1 nähern, da im Laufe des Sommers noch einige Jungböcke auswandern.

In freier Wildbahn bei Stammham betrug das GV bei individuell unterschiedenen erwachsenen Tieren im April im Mittel von zwei Jahren 0,55:1, bei den knapp einjährigen Stücken 1,38:1. Hierbei spielten jagdliche Eingriffe eine untergeordnete Rolle (ELLENBERG 1977 b).

Im Rehgatter Stammham ist das „natürliche“ GV zwischen Böcken und Geißen im reproduktionsfähigen Alter schwer abzuschätzen, da die Abwanderung unterlegener Tiere durch den Zaun verhindert wurde. Wird die Anzahl territorialer Böcke mit der trächtiger Geißen im April verglichen, so ergeben sich folgende Verhältnisse (Tab. 34):

Tabelle 34

Geschlechterverhältnisse im „tragenden“ Bestand im Rehgatter Stammham (territoriale Böcke zu trächtigen Geißen = x : 1) im April der Jahre 1972—1976

| Jahr | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | total |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl | 6:13 | 11:18 | 13:26 | 15:30 | 15:25 | 60:112 |
| GV (x) | 0,46 | 0,61 | 0,50 | 0,50 | 0,60 | 0,54 |

Sie sind mit den oben abgeleiteten tertiären Geschlechterverhältnissen gut vergleichbar. — Bei den halbjährigen Kitzen ergaben sich im Spätherbst (November/Dezember) sehr schwankende GV's (Tab. 35):

Tabelle 35

Geschlechterverhältnisse bei etwa halbjährigen Kitzen im Rehgatter Stammham 1969—1976 (männlich zu weiblich = x : 1).

| Jahr | 1969 a) | 1970 | 1971 | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | total |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl | 4:5 | — ? — | 20:16 | 11:14 | 8:11 | 17:14 | 22:16 | 22:11 | 104:87 |
| GV (x) | 0,80 | — ? — | 1,25 | 0,79 | 0,73 | 1,21 | 1,38 | 2,00 | 1,20 |

a) Jagdeinfluß unklar.

Bei dieser Altersklasse verschleiert die Berechnung eines Mittelwerts vorhandene systematische Unterschiede, auf die gleich näher eingegangen wird (6.5.2).

### 6.5.2 Das Geschlechterverhältnis bei Kitzen als Ausdruck ökologischer Bedingungen

Bereits in der Brunftzeit, im Juli/August, wird bei der Befruchtung das Geschlechterverhältnis der zukünftigen Kitze festgelegt. Es verändert sich durch unterschiedliche Sterblichkeit bis zur Geburt der Kitze kaum (6.4.1, 6.4.2). — Kurz nach der Geburt kann jedoch die Sterblichkeit weiblicher Kitze erhöht sein, da sie normalerweise etwas kleiner sind als ihre männlichen Geschwister (5.1.2). Die soziale Stellung der Mutter innerhalb der Population hat einen weiteren Einfluß auf die Mortalität kleiner Kitze (6.3.2, 6.4.3). — Diese Beobachtungen erklären aber nur einen Teil der in Tabelle 36 dokumentierten Geschlechterverhältnis-Verschiebung. Insbesondere für das Überwiegen weiblicher Nachkommen bei schweren oder mittelalten Geißen im Vergleich zu leichteren oder erstmals gebärenden und ganz alten[38]) müssen weitere Gründe gesucht werden.

Es seien deshalb zunächst die Daten mitgeteilt und später anhand verfügbarer Literatur diskutiert.

---

[38]) Vergleiche z. B. Erstgebärende bzw. ältere Geißen in Rehgatter und Rehfarm (Tab. 36).

| Ort | Zeit | Mutter | Jahr 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Rehgatter I Stammham | Geburt | Erstgebärend | 6:5 (2) | 3:0 (3) | 6:1 (2) | 1:0 (5) | 1:1 (4) | 17:7 (16) |
| | | Älter | 3:7 (2) | 9:10(3) | 14:12(2) | 21:16(4) | 21:11(7) | 67:56(18) |
| | | Alle Geißen | 9:12(4) | 12:10(6) | 20:13(4) | 22:16(9) | 22:12(11) | 84:63(34) |
| "Umgriff" | Tracht kurz vor Geburt | Erstgebärend | | | 1:1 | | | |
| | | Älter | | | 10:9 | | | |
| | Spätsommer | Alle Geißen | 7:3 | 13:9 | 3:1 | | | 34 : 23 |
| "Freie Wildbahn Stammham" 100 ha Wald | 1974: 11 Mon.alt 1975:5-7 Mon.alt | im Wald | | | 5:3 | 5:2 | | 10 : 5 |
| | | am Waldrand | | | 3:8 | 11:7 | | 14 : 15 |
| | | ganze Fläche | | | 8:11 | 16:9 | | 24 : 20 |
| Rehfarm Stammham | Geburt | Erstgebärend | 1974 + 1976, n = 14, | | | | | 13 : 14 |
| | | Älter | 1975, 1976, n = 8, | | | | | 6 : 13 |
| | | Alle Geißen | 1974 - 1976, n = 22 | | | | | 19 : 27 |
| Nordfriesland Köge mit vorwiegend Ackerbau | (12.IV.76) Kitze 10-11 Mon. | 15 x 2♀; 3 x 2♂; 5 x ♂♀; 2 x ♂♀♀; 10 x 1♀; 3 x 1♂ | | | | | | 16 : 49 |
| Dünen Südlich Haarlem, NL | (5.III.76) Kitze 9-10 Mon. | Geburtsjahr) | 1968<br>15:14 | 1969<br>12:9 | 1970<br>21:6 | | | |
| (H.VERDONK, J.L.van HAAFTEN vorläufige Zahlen. 1969/70 Fallwild-katastrophe). | | Geburtsjahr) | 1971<br>26:43 | 1972<br>30:38 | 1973<br>23:18 | 1974<br>53:34 | 1975<br>11:8 | |

| | | X | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Rehgatter I Stammham (ansteigende Wilddichte, 1972-1976: "Trend") | Erstgebärend | 2,43 | 1,20 | ? | 6,0 | ? | ? |
| | Älter | 1,21 | 0,43 | 0,90 | 1,17 | 1,31 | 1,91 |
| | Alle Geißen | 1,35 | 0,75 | 1,20 | 1,54 | 1,38 | 1,83 |
| Umgriff | Alle Geißen | 1,48 | | | | | |
| Freie Wildbahn Stammham | im Wald | 2,00 | | | | | |
| | am Waldrand | 0,93 | | | | | |
| | ganze Fläche | 1,20 | | | | | |
| Rehfarm Stammham | Erstgebärend | 0,93 | | | | | |
| | Älter | 0,46 | | | | | |
| | Alle Geißen | 0,70 | | | | | |
| Nordfriesland | | 0,33 | | | | | |
| Dünen bei Haarlem, NL (2 x steigende Walddichte, = "Trend") | Trend I | | | (68) 1,07 | (69)1,33 | | (70) 3,50 |
| | Trend II | (71) 0,60 | (72) 0,79 | (73) 1,28 | (74)1,56 | | (75) 1,38 |

Tabelle 36: Geschlechterverhältnisse bei Rehkitzen (männlich : weiblich)

a) Absolute Zahlen. — (Eingeklammerte Zahlen = Geschlecht unbekannt).

b) Relative Zahlen. — (Männlich : weiblich = X : 1).

6.5.2.1 Daten

Im Rehgatter Stammham weicht das Geschlechterverhältnis der Kitze „älterer" Geißen statistisch gesichert (p kleiner 5 %) von dem GV der Kitze erstmals gebärender Weibchen ab. Es beträgt im Mittel der Jahre 1972 bis 1976 bei „älteren" Weibchen mit 67 männlichen, 55 weiblichen und 18 nicht bestimmten Kitzen 1,21 zu 1,00. Bei erstmals gebärenden Müttern überwiegen die männlichen Kitze etwa doppelt so stark: 17 männliche stehen 7 weiblichen gegenüber = 2,43:1,00. Von weiteren, mindestens 16, vorwiegend kurz nach der Geburt schon verstorbenen Kitzen, blieb das Geschlecht unbekannt. Die Unterschiede zwischen erstmals gebärenden und älteren Geißen vergrößern sich noch, wenn man die vier ältesten ausklammert, die 1976 zusammen acht Kitze setzten; davon waren mindestens sieben männlich. Das GV der Kitze der auf diese Weise „bereinigten" älteren Geißen würde dann 60:55 = 1,09:1 lauten.

Das GV der Kitze erstmals gebärender Weibchen ist aber im Gegensatz zum Rehgatter in der Rehfarm mit 13:14 ausgeglichen. Diese Weibchen in der Rehfarm waren mit 25,1 kg im Dezember im Mittel um etwa 2,6 kg (oder 11,5 %) schwerer als die erfolgreich führenden Erstgebärenden im Rehgatter. — Eine ähnliche Verschiebung ergibt sich für die älteren Geißen, die in der Rehfarm überwiegend weibliche Kitze zur Welt brachten. Mit durchschnittlich 25,1 kg Lebendgewicht im Dezember waren die Rehfarm-Geißen um ca. 1,5 kg schwerer als die erfolgreich führenden Rehgatter-Weibchen mit 23,7 kg (n = 47, 1972—1975).

In diesen Daten deutet sich ein Konstitutionseffekt an: schwere Geißen bekommen offenbar nicht nur mehr (6.4.3), sondern auch mehr weibliche Kitze als leichtere. — Dieser Vermutung wurde nun gezielt nachgegangen.

Die Geißen im „Umgriff" waren etwas leichter als die im Rehgatter. In der „freien Wildbahn" wogen die Geißen vom Waldrand zwei bis drei Kilogramm mehr als die aus dem Waldesinnern. Entsprechend sind die Geschlechterverhältnisse der Kitze verschoben. — Bei der Gegenüberstellung von Gehege- und Wildbahnpopulationen wird aber gleichzeitig deutlich, daß diese Populationen nicht in dieselbe Regression passen. Die Waldrandrehe mit ausgeglichenem Geschlechterverhältnis sind etwa so schwer wie die erstmals gebärenden Geißen im Rehgatter.

Ein weiterer Aspekt betrifft die gleichsinnige Verschiebung der Geschlechterverhältnisse von Kitzen erstmals gebärender (1972—1974) und älterer Mütter im Rehgatter. Sie kann mit zunehmender Wilddichte von 1972 bis 1976 in Zusammenhang gebracht werden.

Nun wurde nach Rehpopulationen gesucht, die unter möglichst günstigen oder möglichst ungünstigen Nahrungsbedingungen in freier Wildbahn leben, um die bei Stammham gefundenen Zusammenhänge zu verifizieren. Als „günstig" wurden die Rehpopulationen in den Ackerbauprögen der Nordseemarschen in Nordfriesland erachtet. Als „ungünstig" wurde ein Gebiet an der holländischen Dünenküste ausgewählt, über das langjährige Informationen vorlagen.

In den nordfriesischen Seemarschen haben Rehe erst nach dem Zweiten Weltkrieg von der Geest kommend neuen Lebensraum besiedelt. Dabei erreichten sie bemerkenswerte Körpergrößen (BEHNKE 1969). Heute sind sie im Mittel immer noch 5—6 kg schwerer und haben mindestens 12 mm längere Schädel als die Geestrehe[39]). Die Rehe in den Marschen leben in

[39]) Vorläufige Daten durch freundliche Vermittlung von Herrn Dr. H. Bracker vom Grünland-Institut in Bredstedt.

fast vollständig übersichtlichen Biotopen. Die einzige Deckung geben die kurzen Böschungen von Entwässerungsgräben mit ihrem Schilf. Am 12. 4. 1976 habe ich etwa 150 km zwischen der dänischen Grenze und Tönning auf Eiderstedt abgefahren. Auf einem meist über 2 km breiten übersehbaren Streifen kamen dabei 144 Rehe in Anblick. Daraus läßt sich eine durchschnittliche Rehdichte von unter 0,5 Stück auf 100 ha berechnen. Die Verteilung ist jedoch nicht gleichmäßig, sondern die Rehe sind auf die ackerbaulich genutzten, jüngeren Köge und auf den Gotteskoog beschränkt. Auf den Schafweiden in den älteren Kögen sieht man fast keine Rehe. Im „Idealbiotop" stoßen Raps- und Getreideacker, Grünland und Gräben mit etwas Schilf zusammen. In den Ackerkögen schätze ich die Rehdichte auf 2—8 Stück/100 ha. Zwischen benachbarten Sprüngen bestand eine Distanz von mindestens 800 m. — Außer den in der Tabelle aufgeführten 65 Kitzen wurden 79 ältere Rehe wie folgt angesprochen: 12 erwachsene Böcke, 38 adulte Geißen, 15 erstmals gebärende Geißen und 14 junge Böcke. — Bei der Bejagung im Herbst bevorzugen deutsche Jäger weibliche vor männlichen Kitzen, weil männliche später als Böcke mit Geweih erlegt werden sollen. Das gefundene Geschlechterverhältnis von 16 männlichen zu 49 weiblichen Kitzen ist durch die Bejagung also eher verengt als erweitert worden.

Im holländischen Dünenwall, südlich Haarlem, betreibt die Stadt Amsterdam ein über 3000 ha großes Wasseraufbereitungsgebiet. Hier wurden Anfang der sechziger Jahre Rehe ausgesetzt, die sich rasch vermehrten. Durch ökologische Barrieren und menschliche Siedlungen begrenzt, leben sie quasi in einem riesigen Gehege. Die Vegetation alter Dünen ist nicht üppig. Sanddorn und im landwärtigen Teil gepflanzte Eichen und Kiefern geben Deckung. Im Winter 1969/70 brach die Population zusammen. Die Fallwildmengen erregten auch die Öffentlichkeit. Anschließend wurde schärfer bejagt und auch Winterfütterung betrieben. Doch reichte weder die Bejagung aus, noch konnte Winterfütterung das Problem entschärfen. Im Gegenteil: der Äsungsdruck auf die Sommervegetation wird auf diese Weise erhöht (vgl. Eisfeld 1976), da mit der Fütterung mehr Jungtiere den Winter überstehen. Charakteristisch — ähnlich wie im Rehgatter Stammham — ist die Veränderung der Geschlechterverhältnisse bei den etwa zehnmonatigen Kitzen, die in zwei Trend-Entwicklungen der Populationszunahme parallel läuft. Im Sommer nach der Fallwildkatastrophe wurden z. B. deutlich mehr weibliche Kitze gezeugt als üblich. Sie kamen 1971 zur Welt. Ihre Geschlechterverhältnisse wurden im März 1972 erfaßt.

Weit überwiegend männliche Kitze bestätigt auch v. Eggeling (pers. Mittlg. 1976, 1977) aus der kleinwüchsigen Rehpopulation des Nürnberger Reichswaldes.

### 6.5.2.2 Diskussion

Auf der Grundlage der oben mitgeteilten Daten ergibt sich folgendes Bild: Abhängig von den Ernährungsmöglichkeiten der Geißen vor und zum Zeitpunkt der Befruchtung verschiebt sich das Geschlechterverhältnis der Kitze, die im folgenden Frühjahr geboren werden. Der Rahmen dieser Verschiebung reicht von 1:3 zugunsten der weiblichen Kitze bei günstigen bis 3:1 zugunsten der männlichen Kitze bei schlechten Bedingungen. Erstmals gebärende und wahrscheinlich auch sehr alte, setzen im Vergleich zu mittelalten Geißen relativ mehr männliche Kitze. Bei schlechten Ernährungsbedingungen vor und während der Setzzeit kann erhöhte Mortalität kleiner weiblicher Kitze das Überwiegen der männlichen verstärken. Zusätzlich zur nahrungsabhängigen Veränderung der Ovulations- und damit der Geburtenraten trägt diese Geschlechterverhältnis-Verschiebung zur Selbstregulation von Rehpopulationen bei.

Im Rehgatter Stammham lassen sich die unterschiedlichen Geschlechterverhältnisse bei den Kitzen wie folgt sichern:

Bei den Kitzen „älterer" Geißen 1972 gegen 1976 mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit (p) von weniger als einem Prozent und bei den Kitzen aller Geißen 1972 gegen 1976 mit p klei-

ner 5 %. Die durchschnittliche Konstitution der Geißen zum Zeitpunkt der Brunft muß sich in diesen Jahren also entscheidend verschlechtert haben. Bei der zunehmenden Überschneidung der Aufzuchtgebiete (vgl. Abb. 27) war dies zu erwarten. — Betrachtet man alle von 1972 bis 1976 bestimmten Kitze im Gatter, so erweist sich auch der Unterschied im GV zwischen den Kitzen erstmals gebärender und denen älterer Mütter als signifikant ($p \leqq 5\,\%$).

Überzeugend sind auch die Daten von Verme (1965, 1969), der zu diesen Fragen Experimente anstellte. Er hielt weibliches Weißwedelwild *(Odocoileus virginianus)* in Gefangenschaft und variierte die Ernährung in Qualität und Quantität. Eine Übersicht über seine Ergebnisse bei unterschiedlicher Ernährung kurz vor der Brunft gibt folgende Zusammenstellung (Tab. 37). Die Geschlechterverhältnisse bei den Kälbern sind signifikant verschieden.

Tabelle 37

Nachkommenzahl und Geschlechterverhältnis der Kälber bei unterschiedlicher Ernährung der Mutter kurz vor der Brunft (*Odocoileus virginianus*, Daten von Verme 1965, 1969).

| | Ernährung gut | Ernährung mäßig |
|---|---|---|
| Anzahl untersuchter Weibchen | 27 | 22 |
| davon wurden nicht brunftig | — | 2 |
| gesetzte Kälber | 47 | 21 |
| Prozent männliche Kälber | 36 | 67 |

Bei einer Durchsicht der Göttinger Reh-Wildmarkenkartei aus sieben Jahrzehnten und allen Teilen des deutsch sprechenden Mitteleuropas ergab sich ein Geschlechterverhältnis von 1162 männlichen zu 756 weiblichen zurückgemeldeten als kleines Kitz markierten Tieren. Diese signifikante Abweichung vom GV 1:1 ist für sich allein noch nicht sehr aussagekräftig, weil der Jagddruck auf Böcke höher ist als der auf weibliche Rehe. Doch war das Überwiegen männlicher Kitze zu erwarten, da das mittlere Gewicht (aufgebrochen) erwachsener „deutscher" Rehweibchen mit 14,7 kg (Abb. 40) einer im Rahmen der physiologischen Möglichkeiten eher kümmerlichen Konstitution entspricht.

Wichtiger als das oben zitierte Geschlechterverhältnis scheint mir die Tatsache, daß sich das Überwiegen männlicher Kitze im Laufe der Setzzeit verstärkt. In der ersten Hälfte Mai markierte Kitze hatten noch ein ausgeglichenes GV. Bei 89 nach dem 1. Juli markierten Kitzen war das GV mit etwa 3:1 hochsignifikant, zugunsten der Männchen verschoben. Bei diesen zeitlichen Differenzen dürfte sich der Einfluß der Jagd auf die Rückmeldung männlicher und weiblicher Kitze kaum noch unterschiedlich auswirken.

Auch diese Verschiebung der Geschlechterverhältnisse mit fortschreitender Setzzeit war zu erwarten, denn schlecht konditionierte Mütter brunften und gebären später als gut konditionierte (5.1.1, 6.6.2.3, 6.6.2.4, 6.6.3.2). Der Umstand, daß ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis schon zu Beginn der Setzzeit, Anfang Mai, und nicht erst zu deren Höhepunkt, Ende Mai/Anfang Juni (Rieck 1955), erreicht wird, ist ein weiterer Hinweis für die durchschnittlich schlechte Konstitution mitteleuropäischer Rehe. Man betrachtet sie aber landläufig als „normal", weil man sich an sie gewöhnt hat, und weil absolute Vergleichsmaße über physiologische Mindest-, Höchst-, und mittlere Gewichte von Rehpopulationen bisher fehlten (Ellenberg 1975).

Viele weitere Autoren haben ähnliche Verschiebungen der Geschlechterverhältnisse von Jungtieren in Abhängigkeit der Konstitution der Mutter zum Zeitpunkt der Befruchtung gefunden. Wegen oft nicht signifikanter Unterschiede wurden solche Befunde aber nur vorsichtig formuliert, z. B. von SÄGESSER und KURT (1966), KURT (1968) und BLANKENHORN (1976) bezüglich Rehen, VALENTINCIC (1960) und CROMBRUGHE (1964) bezüglich Rotwild und von REINKEN (1977) bezüglich Damwild[40]).

LOWE (1969) zeigt dagegen bei schottischem Rotwild ebenso wie KAMALJAN (1962) bei Rindvieh, Hausschweinen und Pferden signifikante Unterschiede im Geschlechterverhältnis der Nachkommen junger, mittelalter und sehr alter Mütter in gleichem Sinne wie die für Rehwild oben dargestellten.

Andererseits wird die Abhängigkeit des GV der Kinder und Jungtiere vom Alter der Mutter bei Mensch und Vieh, z. B. von CAUGHLEY (1971) mit überzeugenden Argumenten in Frage gestellt. Beim Menschen sind seit Jahrzehnten Verschiebungen des GV um größenordnungsmäßig 10 % vom ausgeglichenen bekannt. Nach diesen Forschungen kommt es offenbar vor allem auf die Eiweißernährung an, die z. B. in späten Kriegs- und in den Nachkriegsjahren zu wünschen übrig läßt. Dann werden überwiegend männliche Kinder gezeugt (LUDWIG und BOOST 1942, LAWRENCE 1951, BERNSTEIN 1954, KAMALJAN 1962, MEADOWS 1969, STEIN et al. 1975). Nach Daten, die bei STEIN et al. aufgelistet sind, unterliegt das Geschlechterverhältnis beim Menschen überdies regelmäßigen Schwankungen im Jahreslauf.

Ein Geschlechterverhältnis von 1:1 ist nach diesen Ergebnissen somit alles andere als selbstverständlich. Es signalisiert beim Reh ausreichende Lebensbedingungen. Es erweist sich — zumindest bei Rehwild — als in erheblichem Umfang biotopabhängig modifikabel. Bei der starken physiologischen Belastung der säugenden Geißen am Ende der Säugezeit und damit kurz vor der Brunft kann nämlich ihre Konstitution, je nach Auslastung der Biotopkapazität, sehr verschieden sein.

Die meisten jungen Böcke wandern aus. Damit entlasten sie das Gebiet ihrer Kindheit. Die Mehrzahl der jungen Weibchen bleibt aber auch weiterhin in der Nähe ihrer Mütter. Damit kann ein günstiges Nahrungsgebiet durch vermehrte Reproduktion am Ort rasch genutzt werden. So scheint diese Modifikabilität der Geschlechterverhältnisse ausgesprochen geeignet als zusätzliches Mittel zur Selbstregulation von Populationen.

Wir werden jedoch gezwungen, die Grundlagen der Populationsdynamik, wahrscheinlich nicht nur beim Rehwild, neu zu überdenken.

Die Beeinflussung des GV geschieht wahrscheinlich im weiblichen Körper, da fast ausschließlich territoriale Böcke zum Beschlag kommen (4.3.1). Diese sind aber „definitionsgemäß" (WILSON 1975, DAWINKS 1976) die physiologisch bestgeeigneten im Gebiet. Welche physiologischen Ursachen sind verantwortlich für die beobachtete Verschiebung der Geschlechterverhältnisse? Zu dieser Frage gibt vor allem SCHILLING (1952—1975), der sich jahrzehntelang mit der Manipulierbarkeit von Geschlechterverhältnissen bei Haustieren experimentell befaßt hat, einige Antworten.

Bei Haustieren ist geschlechtsspezifisch unterschiedliche Letalität der Föten im

---

[40]) Zu Versuchszwecken in hoher Dichte (ca. 10 Stück pro ha) gehaltene Weibchen gebaren 8—10 Tage später und überwiegend männliche Kälber im Vergleich zu Weibchen, die unter gleichen Bedingungen gehalten, aber noch in einem Großgehege befruchtet worden waren.

Uterus erwiesen (LINDAHL 1960, SCHILLING 1952, 1966). Dies spielt jedoch beim Reh eine untergeordnete Rolle (6.4.1, 6.4.2).

Männchenbestimmende Spermien können sich zwar schneller aktiv bewegen als weibchenbestimmende (SCHILLING et al. 1967, ROHDE et al. 1973), sie sind aber weniger vital und sterben früher ab (SCHILLING 1966, 1975). Damit rückt der Zeitpunkt der Befruchtung in den Mittelpunkt des Interesses.

Eine Hypothese, nach der, relativ zum Eisprung, frühe Kopulation zu überwiegend weiblichem, späte dagegen zu mehr männlichem Nachwuchs führt, erklärt auch viele der Beobachtungen am Rehwild in einleuchtender Weise (ELLENBERG 1977 b). Sie läßt sich aber experimentell nicht nachprüfen. Denn beim Beschlag, nach vorhergegangenem sexuellem Vorspiel mit einem artgleichen Bock, erlebt auch ein weibliches Schaf anscheinend einen Orgasmus (SCHILLING 1953, 1962). Dabei überlaufen starke Kontraktionswellen die Muskulatur der inneren weiblichen Geschlechtsorgane. Sie sind in der Lage, Teile des Ejakulats portionsweise an den Ort des Geschehens zu transportieren. Dadurch beschränkt sich der „Wettlauf der Spermien zum Ei“ auf mikroskopische Dimensionen.

Im Gegensatz zu den Ovulationsraten, die auf reine Energie-Effekte ansprechen, was unter dem Stichwort „flushing“ in angelsächsischen Ländern routinemäßig ausgenutzt wird, um die Reproduktionsraten z. B. von Schafen zu beeinflussen (CLARK 1934, EL-SHIEKH et al. 1955, FOOTE et al. 1959, BELLOWS et al. 1963, PALLAUF und KIRCHGESSNER 1972), sind also die physiologischen Grundlagen für die Steuerung von Geschlechterverhältnissen noch nicht vollständig durchleuchtet.

## 6.6 Phänologie von Brunft- und Geburtsterminen

Die bisher aufgezeigte Abhängigkeit populationsdynamischer Parameter von der Ernährungslage — im wesentlichen — der Mütter wurde nur ausnahmsweise in einen jahreszeitlichen Bezug gestellt. Dieser ist aber zweifellos gegeben.

Das Nahrungsangebot nimmt quantitativ zum Juli/August hin zu. Nach dem Laubfall ist es, besonders bei Schneelage, gering und nimmt durch Nutzung ohne Möglichkeit zur Regeneration bis zum Vorfrühling hin weiter ab. Dann steigt es wieder rasch an. Qualitativ ist die Nahrung für Rehe wohl im Mai am besten, da die Verdaulichkeit im Frühjahr höchste Werte erreicht. Sie nimmt schon zum Juni hin ab, ist im Sommer und Herbst mittelmäßig bis gering und im Winter sehr gering (vgl. Tab. 2).

Die Geburt und Aufzucht der Kitze von Mai bis Ende Juli fällt in die Zeit günstigsten Nahrungsangebots für Rehwild. Im folgenden sollen modifikative Einflüsse der Konstitution der Mutter und der von Jahr zu Jahr unterschiedlichen phänologischen Entwicklung der Pflanzendecke auf die Zeitpunkte von Geburt und Brunft und damit auf die Dauer der Tragzeit beim Rehwild dargestellt werden.

### 6.6.1 Vorbemerkungen zur Methodik

#### 6.6.1.1 Phänologische Entwicklung der Pflanzendecke

Da Rotbuchen *(Fagus silvatica)* in mitteleuropäischen Rehbiotopen auf den unterschiedlichen Standorten weit verbreitet sind, wurde der Zeitpunkt des Austreibens der ersten Rotbuchenblätter zur Charakterisierung des phänologischen Frühlingsbeginns im Rehgatter Stammham herangezogen. Die Beobachtung weiterer Austreibe- und Blühtermine häufiger Pflanzenarten kann die Aussagen absichern. In der phänologischen Entwicklung von Pflanzen manifestieren sich die Witterungsverläufe in den einzelnen Frühjahren. Eine Übersicht gibt Tabelle 38.

Tabelle 38

Ergrünungsdatum der ersten Rotbuchen

| | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 |
|---|---|---|---|---|---|
| Datum | 16. 4. | 29. 4. | 4. 4. | 25. 4. | 18. 4. |

Das Frühjahr 1973 zeichnete sich durch einen strengen Nachwinter, 1974 durch einen außergewöhnlich milden Vorfrühling aus. 1974 wurde die weitere phänologische Entwicklung jedoch durch einen Nachwinter mit Schnee Mitte April um ca. 15 bis 20 Tage verzögert.

#### 6.6.1.2 Beobachtungen an Rehen

Brunft- und Geburtstermine im Rehgatter wurden durch direkte Beobachtung ermittelt, die Geburts- („Setz"-)termine, insbesondere auf folgende Weisen:
— Direkte Beobachtung der Geiß: letztes Mal trächtig, erstes Mal nicht mehr trächtig, Mittel der Daten.
— Wieger des Kitzes und Zurückrechnen auf durchschnittliches Geburtsgewicht (1500 g) bei durchschnittlicher täglicher Zunahme von 150 g (5.1.2, 5.1.3).
— Schätzen des Alters der Kitze bei direkter Beobachtung. Dabei war die Vergleichsmöglichkeit mit Kitzen in der Refarm nützlich.

Eine Kombination dieser drei Methoden gestattete es, die Geburtstermine bei vielen Geißen auf wenige Tage einzuengen (Tab. Anhang 1).

Die Brunfttermine sind von selbst eindeutig, da ein weibliches Reh selten länger als zwei Tage für einen Bock „interessant" riecht, bzw. nur innerhalb weniger Stunden die Begattung zuläßt. Letztere konnte im deckungsreichen Gelände des Rehgatters nur gelegentlich direkt beobachtet werden. Mit dem „Brunfttreiben" zusammenhängende Verhaltensweisen sind jedoch meist eindeutig zu erkennen. Sie werden z. B. bei v. Bayern (1975) anschaulich beschrieben und mit guten Abbildungen belegt.

### 6.6.2 Die Brunftzeit

#### 6.6.2.1 Statistische Übersicht

Tabelle 39

Brunftzeit im Rehgatter Stammham

| Jahr | | 1972 | 1973 a) | 1974 b) | 1975 | 1976 c) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl Beobachtungen d) | | 22 | 13 | 14 | 19 | 21 |
| frühestes | Datum | 4. 7. | 30. 6. | 25. 7. b) | 10. 7. | 15. 7. c) |
| spätestes | Datum | 17. 8. | 4. 8. | 11. 8. | 9. 8. | 7. 8. |
| Herbstbrunft (Datum) e) | | 14. 10. | — | 5. 11. | 13. 10.<br>15. 10. | — |
| Mittel Sommerbeobachtungen, (Tage ab 1. Juli) | | 28. 6. | 24. 6 a) | 35.9 b) | 25.5 | 26.8 |
| mittlerer Fehler (Tage) | | 2. 6. | 3. 1 | 1.2 | 2.0 | 1.3 |

a) 1973 ab 8. 8. bis Mitte November keine Beobachtungen mehr.
b) 1974 erst ab 25. 7. wieder intensive Beobachtungen, davor nur vereinzelt Pirschen.
c) 1976 zur Brunftzeit nur 19 Pirschen zwischen dem 14. 7. und dem 10. 8.
d) Außer bei drei Beobachtungen waren nur territoriale Böcke aktiv beteiligt (4.3.1).
e) Einzelbeobachtungen: 13. 10. 75: intensives Treiben mit Vulva-Lecken durch den Bock. 14. 10. 72: Bock „interessiert sich sehr" für Geiß, die aber nicht „steht". 15. 10. 75: intensives Treiben mit Vulva-Lecken derselbe Bock, andere Geiß (s. o.). 5. 11. 74: Bock „sucht", sichtlich sehr erregt.

Die fünf Beobachtungsjahre unterscheiden sich bezüglich des Höhepunktes der Brunftzeit wahrscheinlich nicht signifikant (beachte Anmerkung b zu Tabelle 39). Die Fehlerberechnungen sind für den Vergleich von Mittelwerten angebracht. Sie beziehen sich auf Kollektive mit ähnlichen Fehlermöglichkeiten. Falls alle Daten gleich behandelt werden, sind Fehlerberechnungen auch dann sinnvoll, wenn die Einzeldaten nicht auf den Tag genau bestimmt werden konnten. Das gilt hier für einzelne Geißen, die an zwei aufeinanderfolgenden Tagen mit Brunftverhalten beobachtet wurden. Es gilt in noch stärkerem Maße für die Setzzeitbeobachtungen (Tab. 40).

#### 6.6.2.2 „Blattzeit", mehrfach brunftige Geißen, Herbstbrunft

Die sogenannte Blattzeit, in der man die erregten Böcke durch Nachahmen der Stimme brunftiger Weibchen („Blatten") locken kann, liegt am Ende der Brunftzeit, nachdem die meisten Geißen beschlagen sind. Die Blattzeit hat ihren Höhepunkt nach allgemeiner jägerischer Erfahrung in den ersten zehn Augusttagen (Raesfeld 1970; v. Bayern 1975, u. a.). Die dann noch erregbaren, vor allem auch junge Böcke, reagieren besonders leicht aufs Blatten, wenn sie sich nicht (mehr) selbst mit brunftigen Weibchen beschäftigen.

Während des Brunfttreibens „angeblattete" Böcke reagieren über „Aufwerfen" und „Sichern" hinaus kaum, Geißen auf die Kitzstimme schon eher. Das Brunfttreiben kann die Beteiligten jedoch so sehr beschäftigen, daß sie ihre Umgebung kaum noch wahrnehmen. Es ist z. B. vorgekommen, daß der „Hexenring" minutenlang in engem Kreis rund um mein mit laufendem Motor angehaltenes Beobachtungsfahrzeug getreten wurde. — Diese große Aktivität (vgl. Ozoga und Verme 1975) und gleichzeitig geringe Aufmerksamkeit zur Brunft machten es möglich, daß selbst im deckungsreichen Gelände des Rehgatters ein hoher Prozentsatz der Brunfttermine festgestellt werden konnte (Tab. 39).

Wenige Geißen wurden — im Abstand von 9, 14, 17, 27, 32 und 84 Tagen — zweimal im selben Jahr bei intensivem Brunfttreiben beobachtet. Strandgaard (pers. Mittlg. 1975) beobachtete entsprechende Fälle im Abstand von 20 und 22 Tagen. Manche Schmalrehe wurden drei bis vier Tage lang in Begleitung desselben Bockes gesehen. Fünf gut konditionierte, nicht führende Geißen aus der Rehfarm brunfteten 1976 Anfang Juli und dann noch einmal Ende Juli (2.2.4). — Offenbar ist auch beim Reh die Brunft ein zyklischer Vorgang, bei dem erste Hormon-„wellen" wohl bereits sexuelles Verhalten und attraktiven Geruch auslösen können, jedoch für den Eisprung noch nicht ausreichen, wie dies z. B. Schilling (1953) für Schafe beschreibt. Möglicherweise kommen die zwei Eier manchmal auch zu unterschiedlichen Zeitpunkten zur Ovulation? — Aus diesen Gründen können die in Tabelle 39 angegebenen Termine für den Höhepunkt der Brunftzeit mit einem systematischen Fehler behaftet sein, in Richtung auf einen zu frühen Zeitpunkt. Dieser Fehler scheint aber von geringer Bedeutung zu sein, wie die geringe Zahl von Doppelbeobachtungen wahrscheinlich macht.

Nur sehr wenige Beobachtungen von Brunftverhalten gelangen im Herbst. Vor allem Stieve (1950) zeigte, daß im Nebenhodenschwanz von erwachsenen Böcken noch im Spätherbst befruchtungsfähige Spermien vorhanden sein können, obwohl keine Spermiogenese mehr stattfindet. Bei gut entwickelten männlichen Kitzen beobachtet man im Herbst ebenfalls befruchtungsfähige Spermatozoen, die auf neue Spermiogenese zurückgehen.

Wandeler (1975) bezweifelt die Zeugungsfähigkeit im Spätherbst sowohl der älteren als auch der Kitzböcke. Im engen Gehege hat jedoch ein männliches Kitz seine Mutter befruchten können, die im folgenden Jahr wieder Kitze setzte (Barth, pers. Mittlg., Schaich 1976). Short und Mann (1966) fanden bei englischen Bök-

ken im Spätherbst keine befruchtungsfähigen Spermien. Experimente in Stammham brachten kein positives Ergebnis: Anfang Oktober 1971 wurden sechs erwachsene Rehgeißen in guter Kondition aus der Rehfarm — wo sie im Sommer ohne Kontakt zu Böcken, gehalten worden waren — in den damals noch relativ dünn besiedelten „Umgriff" (15 ha, B. 2.2) entlassen. Keines dieser Weibchen führte 1972 ein Kitz, obwohl im Gehege mehrere gute Böcke vorhanden waren. Fünf Geißen, die in der Rehfarm in späteren Jahren nur im Herbst und Winter mit Böcken zusammengehalten worden waren, wurden ebenfalls nicht trächtig. Die „Herbstbrunft" kann deshalb im Untersuchungsgebiet populationsdynamisch kaum von großer Bedeutung sein. Möglicherweise steigt ihre Bedeutung jedoch mit abnehmender Konstitution der Populationen.

6.6.2.3 Der Brunfttermin als Funktion der Körpergröße bei Schmalrehen.

Die Kondition des zukünftigen Muttertieres beeinflußt offenbar den Zeitpunkt der Brunft. Dies wird besonders deutlich, wenn man den Brunfttermin von

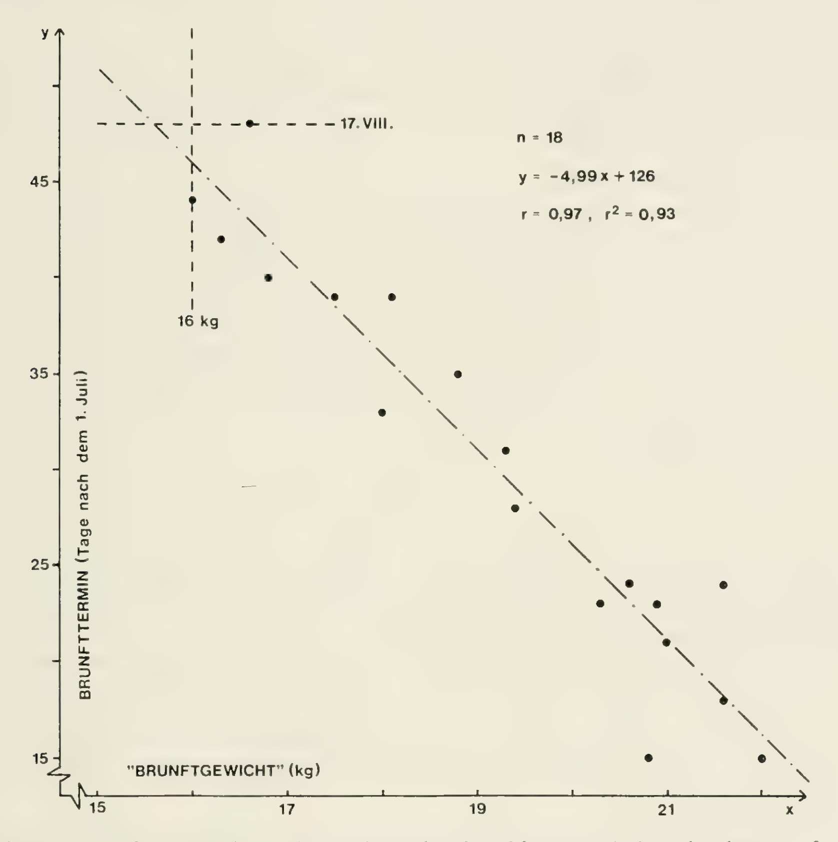



Abb. 46: Brunfttermin als Funktion des Lebendgewichts zum Zeitpunkt der Brunft bei Schmalrehen. — Einzelheiten im Text.

18 Schmalrehen (1972 bis 1976) mit ihrem Lebendgewicht zum Zeitpunkt der Brunft[11]) korreliert.

Die Regressionsgleichung lautet („Brunftgewicht“ = X, Brunfttermin, gemessen als „Tage nach dem 1. Juli“ = Y:

$$Y = 4{,}99\,X + 126 \qquad (r = 0{,}97).$$

Die Korrelation ist hoch und statistisch gut gesichert ($p < 0{,}1\,\%$): schwerere Schmalrehe brunften früher als leichtere. Zwischen dem 15. Juli und dem 17. August ist das Durchschnittsgewicht brunftender Schmalrehe etwa alle 5 Tage um 1 kg geringer. Manche Schmalrehe unter ca. 16 kg Lebendgewicht werden nicht brunftig (s. Abb. 46). Hierzu gehören drei Individuen aus dem Rehgatter und ein ausgesucht schlechter Wildfang aus der Rehfarm.

In der besonders kleinwüchsigen Rehpopulation der armen Kiefernforsten des Nürnberger Reichswaldes brunften Rehweibchen offenbar normalerweise erst mit zweieinhalb Jahren zum ersten Mal, manche anscheinend noch ein Jahr später (Ergebnisse von Ovar-Analysen bei im Herbst und Winter 1976 und 1977 erlegten Tieren). Hier bringen 22 erwachsene Rehgeißen im Herbst im Durchschnitt nur 12,1 kg (aufgebrochen mit Haupt) auf die Waage, entsprechend einem Lebendgewicht von ca. 15 bis 17 kg.

#### 6.6.2.4 Laktation, Kondition und Brunfttermin bei erwachsenen Geißen

Beim Nachweis eines Zusammenhangs zwischen Kondition und Brunfttermin der Kitze führenden Geißen muß man die Belastung des Muttertieres durch die Laktation berücksichtigen (2.1.4).

Kitze beginnen mit drei bis vier Wochen selbst zu fressen (Kurt 1968, Espmark 1969), nach eigenen Beobachtungen manchmal auch schon früher[12]). Sie können im Experiment im Alter von etwa sechs Wochen von der Milch entwöhnt werden (Drescher-Kaden et al. 1972). Während der Aufzucht von 71 Rehkitzen im „Köschinger Waldhaus“ bei Stammham im Sommer 1972 — aus dieser Aufzucht stammen unsere Farm-Rehe — gelang die Entwöhnung ohne Schwierigkeit ab einem Alter von acht bis neun Wochen bei einem Lebendgewicht der Kitze von 7 bis 12 kg (Massl 1973). Von zwei markierten Kitzen im Rehgatter, die ihre Mutter durch Unfall am 18. Juli, im Alter von 66 Tagen, verloren und die trotzdem überlebten, wurde bereits berichtet (2.2.4).

---

[11]) „Brunftgewicht“ berechnet nach folgender Methode: Lebendgewicht als Kitz im Dezember plus zwei Drittel der Gewichtsdifferenz zwischen dem Gewicht als Schmalreh im Dezember und dem Kitzgewicht. Das Schmalrehgewicht wurde bei vier Tieren nur geschätzt. Diese Schätzung dürfte auf ± 0,5 kg zutreffen.

Folgende Schmalrehe wurden berücksichtigt (Ohrmarke/Brunftdatum): 256/7. 8., 100/15. 7., 230/15. 7., 266/23. 7., 82/9. 8., 91/31. 7., 90/28. 7., 84/7. 8., 51/11. 8., 88/13. 8., 211/24. 7., 212/18. 7., 24. 7., 206/4. 8., 215/2. 8., 308/17. 8. und ein starkes unmarkiertes Schmalreh am 19. 7. 1976 mit einem geschätzten Brunftgewicht von ca. 21 kg. Bei Nr. 88, die stets gleich stark war wie ihre Schwester 51, wurde außerdem wegen krankhaft niedrigen Schmalrehgewichts ein Brunftgewicht von 16 kg unterstellt. 1977 kam ein weiteres Datum hinzu (298/23. 7.).

[12]) Erste Wiederkaubewegungen mit Funktion (Ructus) bei einem Aufzucht-Kitz 1972 mit 8—9 Tagen.

Zur Bestätigung der Entwöhnung der Kitze kurz vor der Brunftzeit der Mutter wurde in der Rehfarm ein Experiment angesetzt: Die Futtertröge zweier Mütter wurden etwas höher gehängt und gleichzeitig Tröge am Boden eingerichtet, zu denen die Kitze durch einen Lattenrechen gelangen konnten, der aber die Mutter abhielt. An diesen Kitz-Trögen war bei einem Alter der Kitze von knapp vier Wochen (bei Anfang Juni geborenen) bzw. von gut fünf Wochen (bei Mitte Mai geborenen Kitzen) Verzehr von Pellets festzustellen, der sich bis zur Brunft langsam steigerte. Während der Brunfttage der Mutter nahm der Kitzverzehr sprunghaft zu und blieb anschließend hoch. Die eine Mutter hatte nach der Brunft noch etwa vier Wochen lang wenig Milch. Die zweite Mutter stellte die Milchproduktion nach der Brunft ein.

Man darf also davon ausgehen, daß sich Kitze im Alter von sechs bis neun Wochen vom Säugling zum Fresser entwickeln, der dann auf seine Mutter als Nahrungsquelle nicht mehr angewiesen ist. — Zwar sieht man auch in freier Wildbahn, besonders bei großwüchsigen Populationen, auch später noch gelegentlich säugende Kitze. Dies Säugen dauert aber normalerweise nur noch wenige Sekunden, wird bald von der Mutter abgebrochen und ist für die Ernährung der Kitze wohl nur von untergeordneter Bedeutung.

Mit der Zeitspanne bis zur Entwöhnung der Kitze stimmt das mittlere Intervall zwischen Geburts- und Brunfttermin derselben Geißen im selben Jahr im Rehgatter gut überein. Bei 18 Weibchen waren Geburts- und Brunfttermin beide auf den Tag genau bestimmbar. Das Intervall war 64,2 ± 1,2 Tage bei einer mittleren Streuung von 3,9 Tagen. Einschließlich der weniger genau bestimmten Daten ergaben sich für 42 Wertepaare 67,3 ± 1,9 Tage (s = 7,9 Tage).

Weniger als 60 Tage nach der Geburt brunfteten nur Weibchen in guter Kondition. Sie waren entweder großwüchsig und führten ausnahmsweise nur ein Kitz. Vermutlich war das zweite früh verloren gegangen. Oder es waren erstmals gebärende Weibchen, die ihr(e) Kitz(e) bald nach der Geburt verloren hatten. Minimal lagen 40 Tage zwischen Geburt und Brunft: bei einer mit etwa 24 kg relativ schweren erstmals gebärenden Geiß, die am 1. und 2. 6. eine Totgeburt ausgetrieben hatte.

Bei fünf nicht führenden, einzeln gehaltenen, erwachsenen Geißen in der Rehfarm wurde eine erste Brunft um den 10. Juli beobachtet, der eine zweite Ende Juli folgte. Eine weitere sehr große, zahme Geiß setzte nach einem Jahr in der Wildbahn, in dem sie keine Kitze geführt hatte, bereits am 22. April 3 gute Kitze. Bei einer mittleren Trächtigkeitsdauer von 295 (s. u.) Tagen muß sie bereits in den ersten Julitagen gebrunftet haben. Dieselbe Geiß kam in einem Jahr mit zwei Kitzen in einem engen Gehege durch Überbeanspruchung ihrer Milchquelle in sehr schlechte Kondition. Sie brunftete dann eine Woche nach der Trennung von ihren Kitzen erst am 7. August und gebar im folgenden Jahr drei männliche Kitze in den ersten Junitagen.

Mehr als 70 Tage nach der Geburt brunftende Weibchen im Rehgatter waren entweder schon sehr alt oder kleinwüchsig und durch die Aufzucht zweier aktiver Kitze stark beansprucht, oder sie wohnten in einem schlechten Aufzuchtgebiet, wo zu wenig Nahrung in für Kitze erreichbarer Höhe zu deren verzögerter Entwicklung führt.

### 6.6.3 Die Setzzeit

#### 6.6.3.1 Statistische Übersicht

Tabelle 40

Setzzeit im Rehgatter 1972—1976.
Berücksichtigt wurden nur Geißen, deren Setztermin genauer als auf 5 Tage — meist auf 1 bis 2 Tage genau — bestimmt werden konnte

| Jahr | | 1972 | 1973 a) | 1974 b) | 1975 | 1976 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Geißen vorhanden | | 13 | 18 | 23 | 30 | 25 |
| davon berücksichtigt | | 8 | 16 | 0 | 23 | 24 |
| früheste | Geburt | 5. 5. | 3./4. 5. | 8. 5. | 6. 5. | 1. 5. |
| späteste | Geburt | 3.-8. 6. | 10. 6. | 7. 6. | 10. 6. | 3. 6. |
| Mittel (Tage nach 1. Mai) | | 19,5 | 29,6 | (20—25) | 25,7 | 17,6 |
| mittlerer Fehler (Tage) c) | | 3,3 | 2,2 | — | 1,9 | 1,6 |

a) Falls ein Weibchen nicht berücksichtigt wird, das „viel zu früh" — gemessen an der Entwicklung der Pflanzendecke — am 3./4. 5. setzte, ergeben sich für 1973 folgende Werte: n = 15, frühestens: 18. 5., Mittel 31,4 ± 1,5.

b) 1974 konnte aus persönlichen Gründen nicht intensiv genug beobachtet werden. Der Höhepunkt der Setzzeit ist geschätzt.

c) Siehe Bemerkungen in Kapitel 6.6.2.1.

Signifikante Unterschiede bestehen im mittleren Geburtstermin der Jahre 1972/1973, 1972/1975, 1973/1975, 1973/1976, 1975/1976.

Außerdem läßt sich im Rehgatter eine Tendenz nachweisen, nach der männliche Kitze später als weibliche geboren werden. 14 % der männlichen und 19 % der weiblichen wurden acht Tage und mehr v o r dem mittleren Geburtsdatum des jeweiligen Jahres geboren, und umgekehrt kamen 23 % der männlichen, aber nur 9 % der weiblichen Kitze acht Tage und mehr n a c h diesem Datum zur Welt. Diese Tendenz war zu erwarten (6. 5. 2).

Kraus (1975) fand in einem völlig anders strukturierten Lebensraum Oberbayerns, der Kochelsee-Niederung, ähnliche Verschiebungen der Setzzeit auf der Grundlage von insgesamt 73 erfaßten Kleinkitzen. 1973 war auch dort der Höhepunkt der Setzzeit auffällig später als 1974 und 1975.

Ein direkter Einfluß des Wetters auf den Geburtstermin ist jedoch nicht nachzuweisen.

Von 17 Geburten in der Rehfarm geschahen nur drei über Nacht zwischen 20 und 04 Uhr.

#### 6.6.3.2 Der Geburtstermin als Funktion des Alters der Mutter

Die Geburtstermine von 21 erstmals gebärenden Weibchen aus dem Rehgatter liegen im Mittel über alle fünf Beobachtungsjahre am 28. Mai (Fehler 1,6, mittlere Streuung 7,1 Tage). Bei 67 „älteren" Geißen fällt der Geburtstermin im Durchschnitt auf den 20. Mai (Fehler 1,6, mittlere Streuung 11,1 Tage). Die Daten sind signifikant verschieden.

Der Unterschied ist teils auf verzögerte Brunft bei relativ kleinen Schmalrehen (6.6.2.3), teils auf die am Ende der Tragzeit ebenfalls um ca. 8 Tage verspätete Fötenentwicklung bei erstmals gebärenden Weibchen (5.1.1) zurückzuführen. Hierbei

scheint weniger das Alter an sich als vielmehr die mindere Kondition erstmals gebärender Geißen von Bedeutung zu sein. Die meisten von ihnen sind während ihrer ersten Trächtigkeit noch nicht ausgewachsen (5.2).

Je später im Jahr eine Geburt erfolgt, desto weniger wahrscheinlich kann sie auf einem noch nicht von anderen Müttern besetzten Platz geschehen. Auch die Verdaulichkeit der Pflanzendecke setzt Grenzen (Tab. 2). So werden die Entwicklungschancen für spät gesetzte Kitze immer geringer.

#### 6.6.3.3 Der Geburtstermin als Funktion der phänologischen Entwicklung der Pflanzendecke im Frühjahr

Der Höhepunkt der Setzzeit fällt im Rehgatter von Jahr zu Jahr auf verschiedene Daten. Die Differenz beträgt maximal 12 bis 14 Tage zwischen den Jahrgängen 1973 und 1976 (Tab. 40). In diesen Jahren war auch die phänologische Entwicklung der Pflanzendecke auffällig verschoben (Tab. 38).

Die Parallelität dieser Datenreihen[43]) legt die Vermutung nahe, daß äußere Faktoren Jahr für Jahr modifikativ Einfluß nehmen auf den Zeitpunkt der Geburt. Hierbei könnten auch hormonwirksame Inhaltsstoffe sprießender Pflanzen von Bedeutung sein (Wiesner 1972). Solche Inhaltsstoffe beeinflussen jedenfalls die Reproduktionsdynamik einiger Mäusearten wesentlich (Tast und Kalela 1971, Negus und Berger 1977).

### 6.6.4 Die Trächtigkeitsdauer

#### 6.6.4.1 Statistische Übersicht

Tabelle 41

Trächtigkeitsdauer zwischen beobachtetem Brunft- und Geburtstermin bei individuell bekannten Rehen

| Ort | Weibchengruppe (Anzahl) | Trächtigkeitsdauer (Tage) Mittel | Fehler | Min. | Max. |
|---|---|---|---|---|---|
| Rehgatter | erstmals gebärende (7) | 296.5 | 1.9 | 281 | 312 |
| | ältere Geißen (26) | 295.5 | 1.7 | 273 | 308 |
| | alle Weibchen, einschl. 5 Fehlgeburten und einiger weniger genau bestimmten Daten (44) | 294.6 | 1.8 | 264 | 312 |
| | nach dem 5. 8. brunftende (6) | 297.0 | 1.1 | | |
| | vor dem 20. 7. brunftende (4) | 303.2 | 3.9 | | |
| Rehfarm | erstmals gebärende (2) | 296, 299 | | | |
| | ältere Geißen (2) | 297, 301 | | | |
| | verzögerte Trächtigkeit (3) | 304, 310, 313 a) | | | |

a) bei einer großwüchsigen, aber mit einer zweiten, früher gebärenden Geiß zusammen gehaltenen: 2 Kitze nach 304 Tagen;
bei einer kleinwüchsigen, erstmals gebärenden Geiß, mit vorübergehendem Durchfall in den letzten Schwangerschaftswochen: 2 Kitze nach 310 Tagen;
bei einer nervösen, erstmals gebärenden Geiß, mit während der Austragezeit sehr geringer Nahrungsaufnahme: 2 verschieden große Kitze nach 313 Tagen.

[43]) Bezüglich der Diskrepanz 1974 beachte die Erläuterungen zu Tab. 38 (6.6.1.1).

Trotz der beim Reh um vier bis fünf Monate verzögerten Implantation und Fötenentwicklung (5.1.1, SAKURAI 1906, PRELL 1938, u. a.) erweist sich die Trächtigkeitsdauer als bemerkenswert konstant. Sie beträgt etwa 295 Tage. Möglicherweise läßt sich die relativ kurze Tragzeit spät brunftender und die lange Tragzeit früh brunftender Weibchen als Konvergenz hin zu einem optimalen Geburtszeitpunkt deuten.

PRELL (1938) gibt für 22 beobachtete Trächtigkeiten 273—318 Tage an, im Mittel 290. PRIOR (1968) spricht von im Durchschnitt 294 Tagen, WANDELER (1975) von 300 Tagen.

#### 6.6.4.2 Trächtigkeitsdauer von Jahr zu Jahr

Es ist nun die Frage, ob Abweichungen von der mittleren Trächtigkeitsdauer als rein statistisch anzusehen sind oder ob hier andere Faktoren eine Rolle spielen. Die Abhängigkeit der Geschlechtsreife (6.6.2.3) und des Reproduktionserfolges (6.3.2, 6.4) vom Ernährungszustand machen seinen Einfluß auch auf die Trächtigkeitsdauer wahrscheinlich.

In verschiedenen Gegenden Mitteleuropas erfolgt die Geburt der Kitze zu durchaus unterschiedlicher Zeit. Der Höhepunkt der Setzzeit ist um so später, je weiter nordöstlich und je höher über dem Meer die betrachtete Rehpopulation lebt (RIECK 1955). STRANDGAARD (1972 b) fand auf den Heiden an der Westküste Jütlands gegenüber den klimatisch milderen und landwirtschaftlich intensiver genutzten Jungmoränen der Ostküste der dänischen Halbinsel eine um ca. 12 bis 14 Tage verzögerte Setzzeit. Nach eigenen Beobachtungen verläuft der Höhepunkt der Setzzeit im Donautal bei Ingolstadt zehn bis zwölf Tage früher als auf den 150 m höher gelegenen Jurazügen nur etwa 20 km weiter nördlich. Entsprechend unterschieden sich auch die Ergrünungsdaten der Buchen. Ähnliche Beobachtungen machten SÄGESSER und KURT (1966), KURT (1968), MÜLLER (1972) und WANDELER (1975).

Ist diese unterschiedliche Setzzeit im Zusammenhang mit gleichsinnig verschiedener Brunftzeit zu sehen? Ist sie lokal eventuell genetisch fixiert? Handelt es sich unter Umständen um die modifikative Möglichkeit, das Jungtier während besonders günstiger klimatischer — oder Nahrungsbedingungen zu gebären?

Gestützt auf die mittleren Brunft- und Setztermine läßt sich für das Rehgatter die mittlere Trächtigkeitsdauer für die einzelnen Jahreskombinationen berechnen. Die Brunftzeit unterliegt nur geringen, Tragzeit und Setzzeit aber bemerkenswerten Schwankungen von Jahr zu Jahr, die auf äußere Faktoren zurückgeführt werden müssen. Als wesentlicher modifikativer Faktor kommt die Witterungsentwicklung in den einzelnen Frühjahren in Frage. Sie führt zu einer unterschiedlich raschen Entwicklung der Pflanzendecke, was sich z. B. am Austreibezeitpunkt des Buchenlaubes messen läßt. In dieser Frühlingszeit, etwa vier bis zwei Wochen vor der Geburt, steigt der Nahrungsbedarf trächtiger Geißen signifikant an und ist deutlich höher als der nicht trächtiger Weibchen (2.2.4). Quantität und vor allem Qualität des Nahrungsangebotes sind in dieser Zeit wesentlich für die Mutter und für die Entwicklung ihrer Föten. Der Einfluß der Konstitution von Mutter und Föten auf die Populationsdynamik wurde oben dargelegt (6.3.2, 6.4, 6.5).

Tabelle 42
Trächtigkeitsdauer im Rehgatter in zwei gut belegten Beobachtungsjahren

| Tragzeit (Jahr) | Dauer (Tage) | Brunft a) (i. Jahr v. d. Geb.) | Geburt b) | Erstes Buchengrün am: |
|---|---|---|---|---|
| 1972/73 | 306.8 | 28.6 ± 2.6 | 31.4 ± 1.5 | 29. 4. |
| 1975/76 | 296.1 | 25.5 ± 2.0 | 17.6 ± 1.6 | 18. 4. |

a) Tage nach dem 1. Juli } Mittelwert mit Fehler. Die Trächtigkeitsdauer wurde aus
b) Tage nach dem 1. Mai } diesen Mittelwerten berechnet.

Die Dauer der Tragzeit ist — unter Berücksichtigung der Fehler für die mittleren Brunft- und Geburtstermine — 1972/73 signifikant länger als 1975/76 (Tab. 42). Dies trifft sogar zu, obwohl der Höhepunkt der Brunft 1975 um ca. 3 Tage früher als 1972 überschritten war. Das späte Frühjahr 1973 verzögerte die Geburt auf diese Weise um ca. 14 Tage und verlängerte die Tragzeit um etwa 10 Tage. Diese Verzögerung fand statt, obwohl der Winter 1972/73 recht mild gewesen war, was die Bedeutung der Frühjahrswochen für den Setztermin unterstreicht. Festzuhalten ist auch, daß mittlere Brunft- und Geburtstermine unabhängig voneinander variieren können. Damit ist innerhalb gewisser Grenzen eine bemerkenswerte Anpassung möglich.

Rehe sind offenbar in der Lage, ihre Trächtigkeitsdauer nahrungsabhängig modifikativ so zu steuern, daß ihre Kitze in die günstigste Jahreszeit hinein geboren werden. Diese zeichnet sich aus durch bereits relativ hohe Temperaturen, durch einen Überschuß an leicht verdaulicher Nahrung und durch eine schon weitgehend entwickelte Pflanzendecke. Das Blätterdach ist etwa vier Wochen nach dem Austreiben der ersten Buchen geschlossen und die krautige Vegetation hoch geschossen. Sie schützen auf diese Weise die Kitze auch vor übermäßigen Wärmeverlusten durch Abstrahlung, nicht aber vor landwirtschaftlichen Mähmaschinen.

## D. Zusammenfassender Überblick und Diskussion

Rehe sind, wie alle andern Organismen auch, in einen biozönotischen Zusammenhang eingebunden. In Mitteleuropas Kulturlandschaften fanden sie in den vergangenen etwa 150 Jahren zunehmend günstige Lebensmöglichkeiten. Ausnahmen sind wohl nur manche Flächen mit ausgedehnten, gleichaltrigen Monokulturen. Günstige Biotope sind jedoch in der Landschaft nicht gleichmäßig verteilt. Die Tragfähigkeit einer Landschaft für Rehe ist damit räumlich durchaus unterschiedlich und ändert sich laufend unter dem Einfluß des wirtschaftenden Menschen.

Der Ausnutzung neu entstehender Lebens- und Nahrungsmöglichkeiten sind Rehe in hervorragender Weise angepaßt, indem die fast erwachsenen Jungtiere sich üblicherweise auf die Suche nach eigenen Territorien begeben müssen. Solange noch neue, bisher nicht von Rehen besiedelte Biotope zur Verfügung stehen, ist dies eine erfolgreiche Strategie (Strandgaard 1972). Ihr Erfolg läßt nach, wenn ein großer Teil des günstigen Siedlungsgebiets bereits besetzt ist (4.3, 5.4).

Einem im Mitteleuropäischen Laub- und Laubmischwaldgebiet jahreszeitlich nach Menge und Verdaulichkeit schwankenden Nahrungsangebot (C. 2.1) haben

sich Rehe physiologisch angepaßt. Sie benötigen im Winter weniger und im Sommer mehr Energie zur Aufrechterhaltung ihres Stoffwechsels (C. 2.2). Als Verdaulichkeits-Selektierer („Konzentratselektierer“ nach HOFMANN und GEIGER 1974) sind sie in stärkerem Maße auf die Auswahl leicht verwertbarer Nahrung (C. 2.1) angewiesen als alle andern einheimischen Wiederkäuerarten. Bei interspezifischer Nahrungskonkurrenz sind Rehe deshalb normalerweise benachteiligt.

Das natürliche Nahrungsangebot vermehrt sich quantitativ während der Vegetationszeit, anfangs rasch, später langsamer. Im Herbst sind Samen und Früchte sowie Fallaub bestimmter Baumarten zusätzlich von Bedeutung. Im Winter nimmt das Nahrungsangebot bis etwa zum März durch Nutzung ohne Möglichkeit zur Regeneration laufend weiter ab. Die Verdaulichkeit ist am größten, solange die Pflanzenteile noch sprießen, bevor die Stützgewebe voll funktionsfähig werden. Somit fällt das quantitativ und qualitativ günstigste Nahrungsangebot in die Spätfrühlings- und Frühsommermonate. Dies ist die Säugezeit. Für die Milchproduktion benötigen die Geißen sehr viel Nahrung (Abb. 14 a) von höchster Qualität (C. 2.2.4, 4.3.2, 4.4.2, 6.4.3, 6.6.2.4).

In den vier bis fünf Frühlings- und Sommermonaten, von April bis August, geschehen alle wesentlichen populationsdynamischen Ereignisse: neben Markierung und Verteidigung der Bockterritorien (C. 3. 1.1, 4.2.4.1, 4.3.1) und der Dispersion der Jungtiere (4.1, 5.4) sind dies vor allem die späte Trächtigkeit, die Geburt und Aufzucht der Kitze, die Brunft und die Befruchtung. — In diesen Monaten „leben“ die Rehe, während sie zwischen August und April möglichst energiesparend auszukommen versuchen.

Unter bestimmten Umständen läßt das Nahrungsangebot jedoch noch Anfang Mai oder schon ab etwa Anfang Juli (C. 2.1) zu wünschen übrig. Dies wirkt sich aus auf die Überlebensraten der Neugeborenen (6.3.2, 6.4.3, 6.6.3) und auf die Trächtigkeitsraten (6.4) und die Geschlechterverhältnisse der folgenden Kitzgeneration (6.5, 6.4.3). Andernorts verlängern landwirtschaftliche Maßnahmen die Vegetationsperiode um Wochen, sowohl im Frühjahr wie im Herbst, oder sorgen durch mehrmaligen Wiesenschnitt oder Viehfutter- und Zwischenfruchtanbau für erneut sprießendes Grün auch im Hoch- und Spätsommer. — Bei schlagartig gleichzeitiger Ernte, wie in manchen großflächigen Getreideanbaugebieten, können andererseits auch im Sommer unter Umständen zusätzliche Engpässe geschaffen werden.

Wird die Biotopkapazität nur teilweise erweitert, so werden zwangsläufig Engpässe an anderen Orten und zu anderen Zeiten wirksam oder verschärft.

Rehpopulationen haben aber Mechanismen entwickelt, die es ihnen gestatten, sich dort, wo der Abgang durch äußere Faktoren nicht ausreicht, die Nachwuchsrate auszugleichen, im Rahmen der Tragfähigkeit der Jahresbiotope nahrungsabhängig selbst zu regulieren. Bei dieser Selbstregulation spielen die Bedingungen in den Frühlings- und Sommermonaten weithin eine entscheidende Rolle. Sie sind bisher in ihrer Bedeutung nur unzureichend bekannt gewesen.

Es wirken hauptsächlich drei Mechanismen. Bei allen dreien ist die Konstitution der Muttergeiß wesentlich.

Diese drei Mechanismen sind:

1. die peri- und frühe postnatale Kitzsterblichkeit. — Auf sie wirken vor allem die Ernährungsbedingungen für die Mutter zur Zeit der späten Trächtigkeit und in den ersten Tagen nach der Geburt. — In ungünstigen Biotopen ist bis zu etwa 75 % Sterblichkeit bei neugeborenen und kleinen Kitzen beobachtet worden.

2. die Veränderlichkeit der Ovulationsrate. — Günstige und ausreichende Nahrung für die zukünftige Mutter in den etwa zehn bis vierzehn Tagen vor der Brunft führt zu hohen, mangelhafte aber zu geringen Ovulationsraten. Damit sind die Geburtenraten im kommenden Frühjahr weitgehend festgelegt (6.4). — Bei jungen Müttern in schlechter Kondition kann die Ovulation völlig ausfallen. Bei günstigen Verhältnissen kommen dagegen pro Junggeiß im Durchschnitt zwei Eier zur Entwicklung. Bei älteren Geißen kann diese Rate entsprechend zwischen etwa 1,2 und 2,5 Eiern pro Geiß schwanken.

3. die Beeinflußbarkeit der Geschlechterverhältnisse. — Das Geschlechterverhältnis der kommenden Kitzgeneration wird bereits bei der Befruchtung festgelegt. Eine zum Zeitpunkt der Brunft gut ernährte Mutter bringt vorwiegend weibliche, eine schlecht ernährte überwiegend männliche Kitze zur Welt. — Erstmals gebärende und sehr alte Geißen empfangen im Vergleich zu mittelalten mehr männliche Kitze. — Unter kontrollierbaren Bedingungen und in freier Wildbahn sind bei Kitzen entsprechende Geschlechterverhältnisse bis zu etwa 3:1 in beiden Richtungen beobachtet worden.
   In schlechten Biotopen mit geringen Geißen, die ohnehin schon wenig Nachwuchs zur Welt bringen, werden die Verhältnisse noch verschärft. Durch die höhere Sterblichkeit kleiner weiblicher Kitze im Vergleich zu männlichen wird dann das Geschlechterverhältnis zusätzlich verschoben, da weibliche Kitze üblicherweise meßbar leichter sind (Tab. 21, 22) und damit Energieverlusten nur geringe Reserven entgegenzusetzen haben.

Alle drei Mechanismen wirken synergistisch. Bei schlechtem Nahrungsangebot sind die Wirkungen eine Drosselung der Nachwuchsraten an überlebenden Kitzen (6.3.2, 6.4.3), eine Verzögerung des Populationsumsatzes (6.2.1, 6.6.2.3, 6.6.2.4, 6.6.3.2), und eine Entlastung der besiedelten Gebiete durch die überwiegend auswandernden Jungmännchen (4.1, 4.2.4.4, 5.4). — Umgekehrt können günstige Nahrungsverhältnisse jedoch rasch ausgenutzt werden durch hohe Produktions- und Überlebensraten vorwiegend weiblicher Kitze (6.4, 6.5).

Im Sinne der „logistischen Wachstumsformel" „verfolgen" Rehpopulationen also, je nach äußeren Bedingungen, unterschiedliche „Strategien" der Populationsdynamik („r"-Strategie, „K"-Strategie, siehe z. B. MacArthur 1972, Sperlich 1973, Stern und Tigerstedt 1974).

Üblicherweise werden „r"- und „K"-Strategie als jeweils charakteristisch für bestimmte Tierarten angesehen, die ihrerseits vornehmlich Glieder in sukzedierenden bzw. stabilen Ökosystemen sind. — Beim Reh haben wir es wohl ursprünglich mit einer Art zu tun, die auf Vegetationsstadien mit vergleichsweise rascher endogener Entwicklung angewiesen ist. Hierzu zählen einerseits Alters- und Zerfallsphasen von Klimax- und Wirtschaftswäldern, sowie entsprechende Jugendstadien. Daneben sind aber auch Initialstadien von Waldsukzessionen erwähnenswert, z. B. an Erdanrissen von Rutschhängen oder Prallufern oder in manchen Flußauen und Mooren. Das Reh ist offensichtlich in der Lage, das jeweils zeitlich und räumlich vorübergehende Jungwuchsstadium der Waldentwicklung zu nutzen. Je häufiger — durch menschliche Nutzung der Landschaft — Sukzessionsstadien auftreten, im Ackerbau z. B. im Prinzip jedes Jahr, desto günstiger sind seine Lebensbedingungen. Hohe Wilddichten sind die Folge, besonders wenn durch fehlende interspezifische Konkurrenz (z. B. durch Rotwild oder Vieh) und durch fehlende Beutegreifer

(einschließlich einer entsprechenden Bejagung) dieser Entwicklung nicht gegengesteuert wird.

So sind Überlebensmöglichkeiten für Rehwild in unserer Kulturlandschaft heute fast überall gegeben und die zahlenmäßige Begrenzung der Populationen bleibt weitgehend der innerartlichen Konkurrenz im Rahmen der Biotopkapazität überlassen. Bei zunehmender Populationsgröße kann, wie in der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde, sich die Populationsdichte zum wirksamsten Umweltfaktor für die Einzeltiere entwickeln, denn Konkurrenz wird bei begrenzten Ressourcen dort am schärfsten, wo die Ansprüche am ähnlichsten sind: also innerhalb der Art und dort vor allem bei Vertretern desselben Geschlechts. — Territorialität jedoch lenkt diese Konkurrenz in individuell erträgliche Bahnen (4. 3, s. u.).

Je stärker die Biotopkapazität ausgelastet wird, desto mehr gewinnt die „K"-Strategie der Populationsdynamik an Bedeutung. Sie ist ausgerichtet auf bloßen Ersatz der natürlichen Verluste (s. o.). Starke Auslastung der vorhandenen Biotopkapazität ist dort anzunehmen, wo kleinwüchsige Rehpopulationen mit relativ geringen Nachwuchsraten leben.

Da sich jedoch beim Übergang von der „r"- zur „K"-Strategie der Populationsentwicklung und umgekehrt auch die Alterstruktur der Populationen und die Natalität der Altersklassen ändern, sind wesentliche Voraussetzungen für die Anwendung der relativ einfachen „logistischen Wachstumsformel" nicht gegeben. Bei ausgefüllter Biotopkapazität sinkt der Kitzanteil und steigt der Anteil der Erwachsenen und Alten in der Population im Vergleich zur „explodierenden" Population mit „r"-Strategie. Auch das von manchen Einzeltieren erreichbare Höchstalter ist anscheinend je nach Typ der Populationsdynamik verschieden (6.2.1). — Deshalb sollten diese Zusammenhänge hier lediglich qualitativ beschreibend nochmals dargestellt werden (vgl. auch Abb. 47).

Bei den oben aufgeführten Regulationsmechanismen im Frühjahr und Sommer fallen keine Leichen an, außer den kleinen Kitzen in der Setzzeit, die aber rasch verrotten oder von Aasfressern beseitigt werden (6.3.1.2). Für den gewöhnlichen Beobachter sind die dargestellten Zusammenhänge also nicht auf den ersten Blick erfaßbar. Dagegen sind die in strengen Wintern regelmäßig auftretenden Fallwildverluste weithin bekannt. Man trachtet, ihnen durch Fütterung „in Notzeiten", die im Gesetz und in den landläufigen Vorstellungen nur diffus definiert sind, zuvorzukommen. Dabei wird übersehen, daß auf diese Weise Nahrungsengpässe in andern Jahreszeiten wirksam werden m ü s s e n , namentlich im Frühjahr und Hochsommer (s. o.) aber auch z. B. im Herbst, wenn Kitze noch wachsen und ältere Rehe Fett ansetzen als Vorbereitung für den Winter (5.1.4, 5.2). Damit werden die Probleme nur verlagert oder verschoben auf spätere Jahre.

Die Wirksamkeit all dieser Engpässe kann jedoch je nach Witterung von Jahr zu Jahr stark schwanken und ist nur ausnahmsweise vorhersehbar (z. B. Eichelmast). So deuten z. B. geringe Kitzraten trotz hoher Trächtigkeitsraten auf schlechte Frühjahrsbedingungen; vorwiegend weibliche Kitze machen gute Nahrungsverhältnisse im Hochsommer wahrscheinlich, ebenso wie auch hohe Trächtigkeitsraten. — Letztere können allerdings fehlinterpretiert werden, wenn man sie isoliert betrachtet. Denn bei der Jagd weiblicher Rehe im Herbst und Winter werden bevorzugt nicht-Kitze-führende Tiere erlegt. Viele von ihnen mögen ihre Kitze früh verloren haben, kamen dadurch bis zur Brunft — ohne die Beanspruchung durch Laktation — in gute Kondition und verzerren so die wirklichen Verhältnisse. — Die traditionellen

Qualitätsweiser Geweihstärke, Fege- und Haarwechseltermin haben ihre Bedeutung nicht verloren, besonders wenn man Durchschnittswerte betrachtet, da erhebliche individuelle Schwankungen zu beobachten sind (Ellenberg 1975, 1977 b).

Desweiteren gestattet die Körpergröße, namentlich der noch wachsenden Tiere, Aussagen über ihre Wachstumsmöglichkeiten bis zum Zeitpunkt der Betrachtung. Die Tatsache, daß viele westdeutsche Rehpopulationen relativ kleinwüchsig sind (Ellenberg 1974 c, 1975 und diese Arbeit), macht wahrscheinlich, daß sie die vorhandene Biotopkapazität voll aus- und stellenweise überlasten.

Es gibt somit eine Fülle von Orientierungshilfen für eine objektive Beurteilung der Auslastung der Biotopkapazität durch Rehwild in überschaubaren Gebieten. Die wirkliche Kapazität braucht dazu nicht explizite bestimmt zu werden. — Man sollte sich jedoch zusätzlich an der Verbißbelastung der Pflanzendecke orientieren und man benötigt für die Planung jagdlicher Eingriffe Erfahrungszahlen über die „Strecken-Dichte" (tote Rehe pro Flächeneinheit) als Ausgangsbasis.

Territorialverhalten unter Böcken (C. 3.1.1) und soziales Verhalten unter Weibchen im Sippenverband (C. 3.1.2) führen zu einer „vernünftigen" Aufteilung des Geländes mit seinem Nahrungsangebot auf die Mitglieder der Populationen (C. 4). Die Zusammenhänge wurden früher ausführlich diskutiert (4.3). — Ist das Angebot an „optimal" geeigneten Reh-Biotopen einer Landschaft ausgenutzt, so müssen Jungtiere zunehmend auf weniger geeignete Gebiete ausweichen. Hier können sie sich nur noch relativ schlecht weiterentwickeln. Das wirkt sich dann besonders auf folgende Generationen aus. Vor allem betroffen ist die Zahl und Qualität weiblicher Kitze (6.4.3).

Die Körpergröße der Mutter ist jedoch von wesentlicher Bedeutung, nicht nur für die Zahl (6.3.2) der erfolgreich aufgezogenen Kitze, sondern auch für deren Entwicklung (6.4.3), für frühe Brunft- und Setztermine und damit eine optimale Anpassung der Säugezeit an das Nahrungsangebot (6.6) und für manche weiteren Einzelheiten.

Bei der Darstellung der Ergebnisse aus den Stammhamer Versuchsgehegen zur Populationsökologie von Rehen habe ich Wert gelegt auf Zusammenhänge, nicht auf die Schilderung von Momentaufnahmen der speziellen Umstände. Ich glaube deshalb, daß viele der gezeigten Zusammenhänge sich übertragen lassen auf frei lebende Rehpopulationen in Mitteleuropa.

Unter jagdlichen Bedingungen lokal erhobene Daten, z. B. über Wildbretgewichte oder im Herbst beobachtbare Kitzraten, wird man deshalb umfassender interpretieren können als bisher. Vielleicht werden auf diese Weise auch Untersuchungen angeregt, die Zusammenhänge hie und da zu verifizieren oder die Bejagung hie und da zu intensivieren, teils, weil es möglich ist, und stellenweise, wo es nötig scheint. Insofern hoffe ich, daß die vorliegende Arbeit Hilfen bietet für die Behandlung von Rehpopulationen in mitteleuropäischen Revieren.

Es erhebt sich aber auch die Frage nach der Übertragbarkeit der Zusammenhänge auf andere Arten. Diese müßten im einzelnen geprüft werden. — Leuthold's (1977) Typisierung afrikanischer Boviden in fünf Klassen, die Morphologie, Ökologie, Raumorganisation und Soziales Verhalten berücksichtigt, veranlaßt mich jedoch, den Versuch zu unternehmen, umgekehrt das Reh in seine Klassifizierung einzuordnen. Hofmann (1966, 1973, ff) hat erfolgreich ostafrikanische Boviden nach der Anatomie ihres Verdauungstraktes eingeteilt und später mitteleuropäische Wiederkäuer ohne Schwierigkeiten in das Schema einfügen können. Seine Ergebnisse

wurden durch physiologische Untersuchungen, vor allem durch DRESCHER-KADEN in Mitteleuropa und HOPPE (pers. Mittlg.) in Ostafrika, weitgehend bestätigt.

Es ergibt sich, daß das mitteleuropäische Reh Punkt für Punkt in LEUTHOLD's Klasse B „paßt" (Tab. 7, LEUTHOLD 1977, p 256—7). — Das Reh scheint insofern vergleichbar mit Riedböcken, Buschböcken, Sitatunga, Kleinem Kudu, Giraffengazelle und mit manchen großen Duckern und weiteren Arten. Wie die von LEUTHOLD genannten Arten ist das Reh klein bis mittelgroß, bewohnt deckungsreiches Gelände und ernährt sich als „Konzentratselektierer" von holzigen und krautigen Pflanzen. Es lebt — je nach Jahreszeit — in kleinen Gruppen von normalerweise 3—6 Individuen. Erwachsene Böcke sind zeitweise solitär, junge Böcke können in kleinen Gruppen zusammenhalten. Die zeitliche Stabilität der Gruppen ist ziemlich hoch. (Daran ändert die Tatsache nichts, daß sich Individuen gelegentlich trennen, denn sie assoziieren sich nicht ohne weiteres mit Fremden [H. E.]). Das Homerange ist vergleichsweise klein und relativ stabil. Saisonale Wanderungen kommen normalerweise nicht vor. Adulte Böcke sind territorial, Weibchen aber nicht. Das Territorium kann weitgehend mit dem Homerange identisch sein. Es dient vornehmlich der Sicherung der Nahrungsgrundlagen für die Verwandtschaftsgruppe, nicht nur als Ort für Sexualverhalten und Brunft. Raubtieren weicht das Reh durch „sich drücken", bewegungsloses Erstarren, aber auch durch Flucht aus. — Junge Kitze werden allerdings gelegentlich gegen kleine Raubtiere (z. B. Fuchs) verteidigt, was in LEUTHOLD's Klassifizierung erst für die Nachbargruppe C charakteristisch ist. Hierbei ist zu beachten, daß (noch) vorhandenes Großraubwild unter Umständen die Evolution solcher Verhaltensweisen erschwert (?). Es ist dies jedoch das einzige Merkmal, in dem das Reh aus LEUTHOLD's Klasse B herausfällt.

Rotwild, Damwild und Gams lassen sich zwanglos in LEUTHOLD's Klasse C einordnen. Schwierigkeiten machen nur manche im Sommer territoriale adulte Gamsböcke, die damit eine Tendenz zu Typ B zeigen, während sonst Brunft-Territorien für diese Gruppe die Regel sind. — Bei Mufflon und Steinbock treten jedoch mehrere Unstimmigkeiten auf, wenn man sie in diesem Schema unterbringen möchte, ebenso bei Elch, Ren und Moschusochsen.

Somit läßt sich LEUTHOLD's Typisierung ebenso wie HOFMANN's fast zwanglos auf mitteleuropäische Wiederkäuer übertragen. Die Ungunst vieler ökologischer Parameter in nordischer und alpiner Tundra und in der Taiga (Elch) machten dagegen wahrscheinlich spezielle Anpassungen notwendig, so daß die Einordnung der dort lebenden Huftierarten in LEUTHOLD's Schema für afrikanische Wiederkäuer nicht ohne weiteres möglich wird. — Es scheint mir bemerkenswert, daß Tierarten mit so sehr ähnlicher Sozialstruktur und vielen vergleichbaren ökologischen Ansprüchen in so unterschiedlichen Landschaften wie den oben verglichenen erfolgreich sein konnten. Immerhin sind heute auch in Mitteleuropa Wilddichten bis zu 60 bis 70 Rehen pro 100 Hektar günstigen Rehbiotops außerhalb der Aufzuchtzeit — während der Aufzuchtzeit einschließlich Kitzen 40 bis 50 — großflächig mehrfach ermittelt worden (Ref. ELLENBERG 1974 a, 1975; STAGL u. MARGL 1977), und stellenweise und vorübergehend sind bei entsprechendem jagdlichen Interesse des Grundherrn wohl auch früher hohe Rehwilddichten vorgekommen (z. B. JESSEN 1958).

Wahrscheinlich lassen sich viele der in der vorliegenden Arbeit am Reh belegten Zusammenhänge auch auf die genannten afrikanischen Arten im Prinzip übertragen. Wie weit dies auch für Muntjak, Pudus, Wasserreh und andere Hirscharten namentlich in Südamerika gilt, über die großenteils weniger Kenntnisse vorliegen

als über die genannten Boviden, müßte geprüft werden. Arbeiten über die nordamerikanischen *Odocoileus*-Arten wurden jedoch im Hauptteil der vorliegenden Studie mehrfach zum Vergleich herangezogen

Es war die Rede von „Selbstregulation" von Rehpopulationen in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft mit ihren Forsten, Äckern, Wiesen und Weiden. Diese Selbstregulation wird, wie gezeigt werden konnte, durch das verfügbare „natürliche" und „künstliche" Nahrungsangebot gesteuert. — In einer intakten mitteleuropäischen Naturlandschaft war das für Rehe nutzbare Nahrungsangebot wahrscheinlich geringer als heute. Zu berücksichtigen ist auch die Konkurrenz durch andere große Pflanzenfresser und die Anwesenheit von großen Raubtieren, die manche Gebiete — obwohl vom Nahrungsangebot her geeignet — für Rehe praktisch unerschließbar machten. Unter diesen natürlichen Bedingungen konnte Raubwild ein vermutlich effektiver Regulator sein, vor allem Wölfe, wie heute noch z. B. in Yakutien (Egorov 1965) oder gelegentlich in Jugoslawien (Svigelj 1967).

Natürliche Feinde wären aber, selbst wenn sie sich in unserer Kulturlandschaft ungehemmt vermehren dürften, wahrscheinlich nur stellenweise als Regulatoren effektiv. Mechanismen des Sozialverhaltens verhindern bei Wölfen (Pimlott 1969, Mech 1970, Zimen 1974, 1976) und bei Luchsen (Hell 1974, Novakowa und Hanzl 1969, Wotschikowski 1977, vgl. bezüglich des Pumas auch Hornocker 1969, 1970) eine hohe Besiedlungsdichte.

Aus Angaben über höchstmögliche Siedlungsdichten, Körpergewichte und täglichen Nahrungsbedarf von Wölfen läßt sich schätzen, daß Wölfe, wenn sie sich ausschließlich von Rehen ernährten, Rehwilddichten von etwa 3—6 Stück pro 100 ha großflächig regulieren würden — sofern sie ihr Sozialverhalten nicht modifizierten. Höhere Rehwilddichten würden dann allenfalls lokal und zeitweise dezimiert (Ellenberg 1977 c)[44]). Es besteht ein Zusammenhang zwischen Sozialstruktur der Wolfsrudel, Körpergröße der Wölfe und der Körpergröße der vorzugsweise gejagten Beutetierart (Zimen 1976, 1978 — Vortrag in Saarbrücken). Wölfe als Rehjäger sind demnach relativ klein und leben in kleinen Rudeln. Sie benötigen etwa 1 Reh pro 100 ha zur Populationserhaltung im Winter[44]), falls sie sich ausschließlich an Rehe hielten. — Heute werden aber in der Bundesrepublik etwa drei Rehe pro 100 ha als erlegt gemeldet und es besteht die Auffassung, daß mehr möglich wäre, ohne der Population zu schaden.

Dies sollte keine Argumentation für eine Wiedereinbürgerung von Wölfen in Westdeutschland sein. Vielleicht konnte der Berechnungsversuch[44]) aber doch Relationen aufzeigen.

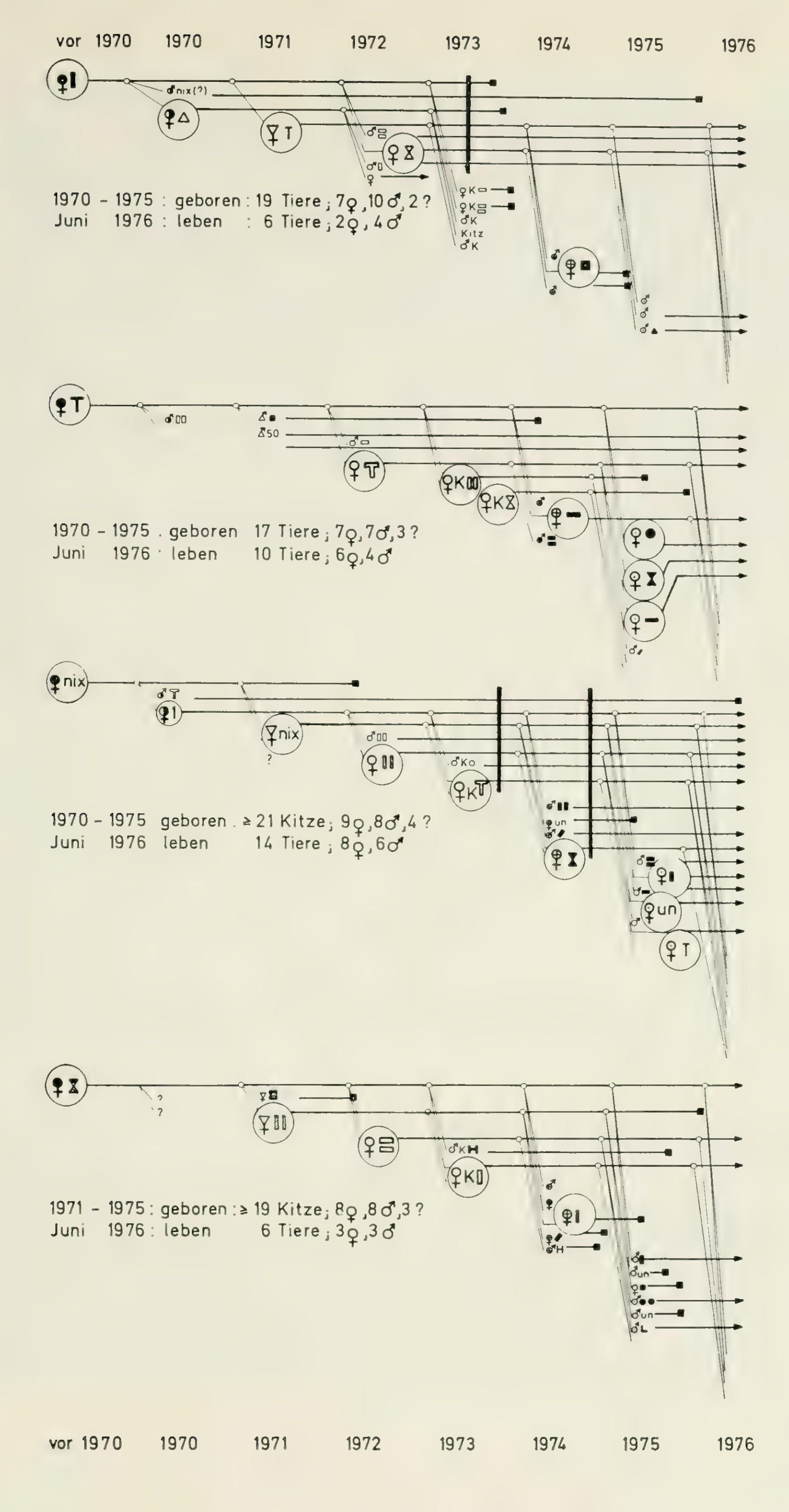
[44]) Nach Pimlott (1969) sind in Canada 12 kg Beute nötig, um „1 kg Wolf" in 6 Wintermonaten zu erhalten. Ein ähnliches Gewichtsverhältnis zeigt sich nach Pimlott bei Beute-Räuber-Beziehungen in Ostafrika. 1 Wolf wiegt in Canada ca. 50 kg, in Südosteuropa z. B nur 30—35 kg. Eine sehr hohe Siedlungsdichte wären bereits 10 Wölfe auf 250 km². Diese Wölfe benötigten 10 mal 50 (35) mal 12 kg Beute. Ein gesundes Reh wiegt lebend etwa 20 kg. 6000 (4200) kg : 20 kg ergibt 300 (210) Rehe. Falls sich die erwähnten 10 Wölfe nur von Rehen ernährten, müßten also 200 bis 300 Rehe auf 250 km² zur Verfügung stehen, d. h. 1,2 (0,8) Rehe pro km². Bei günstigen Nahrungsbedingungen wird eine solche Reh-„Beute"-Dichte nachhaltig von einer Rehwilddichte von 2 bis 3 Rehen pro 100 ha produziert. Zur „Sicherheit" sei diese Wilddichte verdoppelt, da weitere Faktoren, z. B. Vorkommen von Aasfressern, von Bedeutung sind für den Ausnutzungsgrad der geschlagenen Beute durch Wölfe.

Jäger erheben heute vielfach den Anspruch, die großen Raubtiere ersetzen zu wollen und zu müssen, um die Schalenwildpopulationen jagdlich zu regulieren und damit in für die Landeskultur „erträglichen" Grenzen zu halten. — Über „tragbare" Wilddichten gibt es eine schier unübersehbare Literatur. — Dieser Anspruch und gesetzgeberische Auftrag ist aber nicht nur qualitativ — gerade der Wolf jagt überwiegend schwächliche Jung- und Alttiere (Mech 1970) —, sondern auch quantitativ anscheinend nicht leicht zu erfüllen. Kleinwüchsige Rehpopulationen lassen nämlich vielerorts Jagd nicht als den entscheidenden populationsbegrenzenden Faktor erscheinen.

Werden nun bei Unterbejagung und ausgefüllter Biotopkapazität die Nahrungsverhältnisse zeitweise verbessert, so erhöht sich die Populationsdichte von Rehen. Nahrungsengpässe in anderen Jahreszeiten werden wirksam. Die Populationen regulieren sich an den neuen Kapazitätsgrenzen auf höherem Dichteniveau und bei gleicher oder durchschnittlich geringerer Körperqualität als vorher (Strobl 1977, im Prinzip bereits von Ueckermann 1950 dargestellt), sofern die neuen Nahrungsengpässe nicht erkannt und ihrerseits entschärft werden.

In diesem Sinne kann z. B. ganzjährige oder fast ganzjährige Fütterung mit hochwertigem Futter erfolgreich zu hohen Rehdichten bei guten Rehqualitäten führen, sogar ohne eine auf Fichte oder Buche basierende Forstwirtschaft ernsthaft zu beeinträchtigen (v. Bayern 1975, Ellenberg 1975, 1977 a, b, Schmidt 1978). — Wo solche Reh-„Gärtnerei", bei der eine Tierart speziell „kultiviert" wird, wie etwa beliebte Pflanzen im Steingarten, lokal das Wirtschaftsziel ist, ist in unserer Kultur- und Produktionslandschaft nichts gegen sie einzuwenden. Es ist nicht zu übersehen, daß bei solcher Art Fütterungshege viele weitere Arten ungewollt profitieren, vom Bären bis herab zu Mäusen und Meisen. Und es bedarf eines großen Herzens, diese Arten dann nicht als „Parasiten" zu bekämpfen. — Es stellt sich jedoch die Frage nach den philosophisch-kulturellen Vorstellungen über „Wild" und „Jagd" in unserer Kulturlandschaft (Lindner 1977 und Vortrag am 1. 2. 1977 in Göttingen, Kalchreuter 1977) — um Mißverständnissen vorzubeugen: nicht nach

Abb. 47: Vermehrungserfolg ausgewählter Weibchensippen aus dem Rehgatter 1970 bis 1976. Jedes Individuum ist durch einen waagrechten Zeitstrahl repräsentiert, der auch seine Lebensdauer wiedergibt. — Die vier Verwandtschaftskreise haben sich biotopabhängig unterschiedlich stark vergrößert. Die erste und die letzte Sippe (Stammütter ♀▮ und ♀⧗ ) lebten in zwar als Rehbiotop günstigen, aber räumlich (♀⧗ , durch Fichtenflächen) oder durch Nachbarsippen (♀▮ , Nachbarsippen ♀▲ und ♀●) begrenzten Gebieten. Beide Sippen zeichnen sich durch zwar normale Geburtenraten, aber nur geringe Überlebensraten des Nachwuchses aus. — Die Sippe von ♀T zeigt etwa eine „Normalentwicklung", während die Sippe von ♀ nix in einem Altholz mit Jungwuchsinseln wohnte; diese Jungwuchsinseln wurden Jahr für Jahr durch Holzarbeiten erweitert. Zudem konnte sich — aus nicht ganz durchschaubaren Gründen — eine nicht verwandte Geiß mit ihrem Nachwuchs in der Nachbarschaft nicht halten. Die Gruppe starb im Winter 1975/76 mit ♀▮▮ aus. Parallel zu dieser Biotoperweiterung durch forstliche Maßnahmen und durch verminderte innerartliche Konkurrenz zeigt sich eine bemerkenswert hohe Überlebensrate der Sippenmitglieder von ♀ nix, — Die senkrechten Balken markieren die Sippen-„Querschnitte" für die Homerange-Darstellungen der Abb. 30.



vor 1970 1970 1971 1972 1973 1974 1975 1976
1970 - 1975 : geboren : 19 Tiere ; 7♀, 10♂, 2 ?
Juni 1976 : leben : 6 Tiere ; 2♀, 4♂
1970 - 1975 . geboren 17 Tiere ; 7♀, 7♂, 3 ?
Juni 1976 · leben 10 Tiere ; 6♀, 4♂
1970 - 1975 geboren . ≥ 21 Kitze ; 9♀, 8♂, 4 ?
Juni 1976 leben 14 Tiere ; 8♀, 6♂
1971 - 1975 : geboren : ≥ 19 Kitze ; 8♀, 8♂, 3 ?
Juni 1976 : leben 6 Tiere ; 3♀, 3♂
vor 1970 1970 1971 1972 1973 1974 1975 1976

Wildnis und Jagd in der Wildnis — falls dies Prinzip zur flächendeckenden Lösung der „Wald-Wild-Probleme" erhoben werden sollte.

Nach meinem Empfinden sollte ein „wildes" Tier, und solche wollen wir „jagen", sich so weit wie irgend möglich, ohne weitergehende Hilfen, auch in der Kulturlandschaft aus eigener Kraft behaupten. — Daß Rehen dies in großer Zahl möglich ist, haben sie unter Beweis gestellt. — Andernfalls erhielten wir eine neue, zu kultivierende „Sorte", die dann bestenfalls noch „geerntet" werden muß, oder darf — je nach Standpunkt. — Es kommt darauf an, das örtlich vernünftige Maß zu finden.

Ohne wesentlichen zusätzlichen Einsatz von Arbeits- und Nahrungsenergie werden auf höherem Dichte-Niveau, und damit oft für die Jagd quantitativ erschwerten Bedingungen, bei schlechter körperlicher Verfassung der Rehe Krankheiten und Parasiten zunehmend regulatorisch wirksam. — Durch Medikamente lassen sich diese Symptome teilweise bekämpfen. — Schließlich ist es möglich, daß auch sozialer Streß seine positiven Wirkungen als Auslöser der Populations-Ausbreitung (Dispersion) einbüßt, da bei zu hoher Wilddichte alle besiedelbaren Flächen bereits besetzt sind. Damit wird „Streß" zu einem resistenzmindernden Faktor.

Raubtiere oder/und Jagd, Abwanderung, Nahrungsangebot, Krankheiten und Parasiten und schließlich Streß lösen sich bei zunehmender Wilddichte in ihrer Wirkung als populationsregulierende Faktoren ab. In diesem Rahmen übernimmt die Jagd eine schwere, zeitaufwendige, aber nicht unlösbare und zumindest von Jägern als hoher Einsätze wert empfundene Aufgabe, um die Wirkung der nachfolgenden Populationsregulatoren abzuschwächen und möglichst gering zu halten. Damit fällt ihr eine land-, forst- und jagdwirtschaftlich sowie landschaftsökologisch wesentliche Rolle zu.

Das Ausmaß jagdlicher Einflußnahme sollte nach objektiven Kriterien lokal immer wieder neu bestimmt werden. Bei dem starken öffentlichen Interesse an Rehwild sollte ein tragfähiger Konsensus herbeigeführt werden. Intensivere Bejagung von Rehpopulationen ist oft zwar nicht nötig, da sich die Populationen selbst regulieren, aber sie ist möglich. Gelegentlich scheint intensivere Bejagung auch nötig, um z. B. bestimmte forstliche Ziele zu erreichen. — Nach meinem subjektiven Empfinden ist intensivere Bejagung aber auch sinnvoll, nicht nur für den Jäger, sondern auch für das Wild. Einzeltiere brauchen sich dann nicht an durch Konkurrenz allzu eng gezogenen Grenzen der Biotopkapazität zu stoßen.

Für die Lösung der anstehenden Probleme benötigen wir mehr ruhige Diskussion, objektive Kriterien, lokale Differenzierungen und weitere Forschung.

## E. Zusammenfassung

An individuell sichtmarkierten und anderweitig persönlich bekannten und regelmäßig gewogenen Rehen wurde von 1971 bis 1977 umfangreiches Beobachtungsmaterial zusammengetragen. Die Arbeit stützt sich hauptsächlich auf die Entwicklung einer Gehege-Population (130 ha Wald, zusätzliche Fütterung aus Futterautomaten, 37 bis über 100 Rehe) auf der Hochfläche des Fränkischen Jura (500 m ü. M.) bei Stammham, Bayern. Ergänzende Daten stammen aus der Überwachung von 25 bis 30, einzeln und in Gruppen in Kleingehegen zu 50 m², unter möglichst konstanten Bedingungen gleichzeitig gehaltenen Rehen, aus einer weiteren Gehege-Population (15 ha Wald, Zusatzfütterung, 18 bis 46 Rehe) bei extrem hoher Wilddichte und aus freier Wildbahn am Versuchsort und in verschiedenen Gegenden Mitteleuropas. Über 100 erlegte Tiere wurden ausgewertet.

Folgende Parameter wurden quantitativ näher untersucht:

Nahrungs- und Energiebedarf männlicher und weiblicher Rehe im Kleingehege unter verschiedenen Haltungsbedingungen im Jahreslauf; Territorial- und Sozialverhalten der Rehe im Großgehege im Jahreslauf; Freßaktivität und Beobachtbarkeit von Einzeltieren und Populationen im Tages- und Jahreslauf, jahreszyklische Schwankungen des „sozialen Antagonismus"; Auswirkungen von Homerange- und Territorialverhalten der Populationsmitglieder auf ihren Zugang zu Nahrungsquellen; Homerange-Flächengrößen; das Homerange-Verhalten der Großgehege-Population im Sommer als Modell zum Verständnis der Populationsdynamik; Verwandtschaft und Sippenbildung; Modellrechnungen zum Nutzungsgrad des natürlichen Nahrungsangebots; die körperliche Entwicklung von Rehen mit unterschiedlichen Ernährungsbedingungen; Einfluß des Verhaltens von Individuen auf ihre körperliche Entwicklung; Veränderungen von Altersaufbau, Überlebensraten, Lebensdauer, Todesursachen, Nachwuchsraten, Geschlechterverhältnissen bei Kitzen, Brunft- und Geburtsterminen in Abhängigkeit von der Ernährungslage und der sozialen Stellung bei Einzeltieren und Populationen, unter Berücksichtigung der oben genannten Zusammenhänge.

Neben vielen Einzelergebnissen zu den genannten Themen wurde folgende Gesamtschau möglich:

Sofern die geeigneten Biotope weitgehend mit Rehwild besetzt sind und deshalb Abwanderungen (Strandgaard 1972) nicht ausreichend wirksam werden können, führen vielfältige populationsökologische Verflechtungen zu einer letztlich nahrungsabhängigen Selbstregulation von Rehpopulationen im Rahmen der Biotopkapazität mitteleuropäischer Kulturlandschaften. Dabei sind zwei Jahreszeiten besonders kritisch:

1. Die Brunftzeit im Hochsommer

Am Ende der Säugezeit, im Juli, ist der Nahrungsbedarf laktierender Geißen extrem hoch, um die Ansprüche ihrer rasch wachsenden Kitze zu befriedigen. Doch hat die Verdaulichkeit des natürlichen Nahrungsangebots bereits deutlich nachgelassen. Deshalb kann die Konstitution einer laktierenden — oder einer in ungünstige Biotope abgedrängten noch wachsenden, jungen — Rehgeiß im Hochsommer durchaus beeinträchtigt werden. Zwei Phänomene sind die Folge. a) Bei schlechter Ernährungslage der zukünftigen Mutter kurz vor und während der Brunft wird die Ovulationsrate gedrosselt, bei guter jedoch erhöht. Dies wirkt sich mit geringem Fehler auf Trächtigkeits- und Geburtenraten aus. b) Bei guter Ernährungslage der brunftenden Geiß werden nicht nur viele, sondern auch bis zum Verhältnis 3:1 überwiegend weibliche Kitze gezeugt. Bei schlecht ernährten Weibchen beträgt das Geschlechterverhältnis der wenigen empfangenen Kitze bis 1:3 zugunsten der Männden.

2. Die Zeit der Geburten im Frühjahr

Nur in den letzten wenigen Trächtigkeitswochen steigt der Nahrungsbedarf der Geißen signifikant an. In diesen Wochen gewinnen die Föten wesentlich an Gewicht und legen Fettreserven an, mit deren Hilfe sie die Stunden und Tage nach der Geburt besser überstehen können. Abhängig von der Konstitution der Mutter in den letzten Wochen vor und bis zu etwa zwei Wochen nach der Geburt unterliegt die Kitzsterblichkeit großen Schwankungen. Die Kitze gut ernährter Mütter in günstigen Biotopen überleben fast alle. Die meisten Kitze schlecht ernährter Mütter, die wegen biotopabhängig zu hoher Wilddichte in ungünstigen Gebieten gebären müssen, gehen zugrunde. Die Sterblichkeit weiblicher Kitze ist unter diesen Bedingungen besonders hoch.

Direkte Hunger-Mortalität, die zuerst Kitze und sehr alte Tiere betrifft, tritt nur in strengen Spätwintern deutlich in Erscheinung. Die Selbstregulation von Rehpopulationen wird dagegen in dicht besiedelten Biotopen „unauffällig", durch die Ernährungsbedingungen für die Mütter vor allem im Frühjahr und Hochsommer gesteuert. — In dieser Zeit sorgt der territoriale Bock für ein konkurrenzarmes Aufzuchtgebiet, in dem normalerweise eine von ihm im Vorjahr begattete Geiß seine Kinder großzieht.

Der wesentliche Teil des körperlichen Wachstums der Kitze und einjährigen Jungtiere geschieht in den Frühjahrs- und Sommermonaten, und deutlich verlangsamt im Herbst bis

etwa zum Laubfall im Oktober. Im Spätherbst wachsen sie nur wenig, im Winter, auch bei optimaler Ernährung, kaum noch. Im Alter von zweieinhalb Jahren sind Rehe normalerweise ausgewachsen. Mit der Körpergröße von Rehmüttern sind insbesondere Nachwuchsraten und -qualitäten innerhalb derselben Population deutlich korreliert. — Bei unterschiedlichen Biotopbedingungen können sich Rehpopulationen langfristig an lokale Verhältnisse anpassen, so daß großflächig Zusammenhänge zwischen mittleren Körpergrößen und mittleren Reproduktionsraten nicht ohne lokale Prüfung quantitativ übertragen werden dürfen. — Dennoch eignet sich die klassenbezogene, mittlere Körpergröße von Rehpopulationen als erster, leicht und flächendeckend erhebbarer Hinweis für die Beurteilung der Auslastung der Biotopkapazität durch die betreffende Population.

## Summary


Abundant information was collected about individually collar-marked or otherwise personally recognizable and regularly weighed roe deer from 1971 to 1977. This article is mainly based on the development of a population held in a large enclosure (130 ha of forest, additional feeding from automatic feeding devices, 37 to more than 100 animals) on the high plain of the Franconian Jura (500 m above sea level) near Stammham, Bavaria. Further data was derived from observations of 25 to 30 animals at a time, held either isolated or in groups in small pens (50 m²) under as constant conditions as possible, from an additional enclosure-population (15 ha of forest, additional feeding, 18 to 46 deer) with extremely high population density, and from observations in the range around Stammham and in other places in Central Europe. More than 100 roe deer from Stammham were killed and examined.

The following parameters were quantitatively researched:

The nutrition and energy requirements in the course of the year of male and female roe deer kept in small pens under different conditions; territorial and social behaviour over the year in the large enclosure and in the range; feeding activity and observability of individuals and populations at different times of day and year; effects of homerange- and territorial behaviour of population members on their access to food; size of homerange; homerange behaviour of the population in the large enclosure during the summer as a model for an understanding of population dynamics; blood relationships and formation of female clans; attempts to calculate the degree of usage of the natural food supply; physical development of roe deer under different nutritional conditions; influence of the behaviour of the individuals on their physical development; variations in age structure, survival rate, life span, causes of death, number of young, sex ratio of young kids, and times of birth and heat in relation to nutritional conditions and the social status of individuals and populations taking into consideration contexts referred to above.

Besides many results obtained to the specific questions mentioned above, the following general survey can be posed:

Where emigration cannot be sufficiantly effective (STRANDGAARD 1972) because most of the suitable habitat is already occupied by roe deer manifold population-ecological relationships cause an ultimately energy-dependent self-regulation of roe deer populations within the habitat capacities of cultivated landscapes in Central Europe. In this connection two seasons are especially critical:

1. The rutting season at the end of July and beginning of August.

At the end of lactation in July the nutritional requirements of the doe to nourish her fast growing kids are extremely high. But digestibility of natural food is already diminished in the end of June and in July, as compared to May. So a doe may get easily into unfavorable conditions at the beginning of the rutting season, if she is living in a suboptimal area.

a) under poor nutritional conditions of the future mother shortly before and at the time of heat, the ovulation rate is reduced, down to less than 50 % of the normal rate, respectively increased under good conditions. This has an almost direct effect on gestation and birth rates.

b) under good nutritional conditions of the doe in heat not only many kids but up to three times as many females as males are conceived; by badly-nourished females not only few kids but also more males, up to a ratio of 3:1 are thrown.

2. Birthtime in spring

Only in the last few weeks of gestation the nutritional requirements of the doe increase significantly. This seems critical because the fetusses have to plenish their fat depots in order to survive birth and the first days of life. Depending on the physical condition of the mothers during the last few weeks before and up to about two weeks after birth, the mortality rate of kids can vary considerably: almost all of the young kids of well-nourished mothers in favorable areas survive. Most kids of badly nourished does, who are forced to deliver in unfavorable places due to population density, die. Furthermore under these conditions the mortality of female kids is especially high because of their smaller body size.

True starvation-mortality, which affects mostly young kids and very old animals, plainly occurs only at the end of extremely severe winters. When the habitat capacity of a large area is full, even emigration is of negligible effect.

On the contrary self-regulation of roe deer populations in densely occupied areas takes place almost inconspicuously — i. e. without the appearance of dead bodies — due to the nutritional conditions of the mothers during spring and midsummer. From the end of winter to late summer the territorial buck provides a breeding range almost free of competition, in which a doe, normally served by him the previous summer, raises his offspring.

The essential part of the physical growth of young kids and yearlings occurs during spring and summer months, and decreases in speed until leaf fall in autumn. In late autumn and in winter they grow hardly at all. At the age of two and a half years roe deer are normally fully grown. Especially the rates of offspring and its quality are strongly correlated with body sizes of the mothers within a certain population. In the long run roe deer populations can adapt themselves to different habitat conditions; thus average body sizes and reproduction rates cannot be compared quantitatively over a large area without examination of the local situation. Nevertheless the class-related average body size of roe deer is a useful and easily obtainable first hint for the intensity of habitat use by a population in question.

## English Legends to illustrations

Fig. 1: Yearling in the Roe Deer Enclosure, Stammham, middle of July, 1976. He is checking the fresh scent marks of a territorial buck well-known to him, on a regularly used marking tree at the border of the buck's territory. The yearling does not seem to be afraid, and excited only to a small degree, which can be inferred from his loosely-hanging scrotum and only slightly bristling hair.

Fig. 2: Roe Deer Enclosure, Stammham, in May 1969 (left) and May 1973 (right). The fence was completed in December 1969. The light-colored tree tops are mostly beech, occasionally birch, larch and poplar. A few old solitary oak trees are on the northern edge of the meadow (with the ditches), but hardly show up in the aerial photo due to lack of contrast. — The darker tree tops are spruce for the most part; a few are pine and fir. Clearings and young cultures appear very light-colored; older cultures and young tree stands can be recognized in the varying shades of gray, meadows in the uniform gray color (only in the northern third). — In the east, north (top) and west, the enclosure area is

bounded by the Autobahn A9 (Nuremberg—Munich), a small road connecting towns and the road from Ingolstadt to Beilngries, respectively.

Distinct changes in the biotope structure resulted only on a small scale from the felling of trees and the growth of cultures to young stands. During the research years these changes were limited to the first and third forest sections, counted from the north.

Fig. 3: Only about half the enclosure's area is a well-suited biotope for roe deer, with old and young stands of trees, open spaces and herbaceous vegetation in ever-changing variation. The monotonous young and semi-old stands, however, have important functions as a refuge area for the excess population in summer and as relatively warm areas in winter, because they reduce nocturnal temperature loss through radiation. Additional feeding in these areas, too, increases the amount of available food.

Figs. 4—7: Almost all the deer were marked and therefore could easily be recognized individually. The basic color of the collar stood for the year of birth. A geometric sign, recognizable at first sight, characterized the individual. In addition, the animals were given an earmark in case the collar got lost.

Fig. 4: An at least eight-year-old territorial buck in flight, middle of May, at the beginning of molting.

Fig. 5: The same territorial buck in December. His antlers are shed; his movements are repressed, although he is fleeing in a situation similar to above. — An additional mark, that is missing on the females' smaller collars, helps make bucks immediately recognizable, even in winter.

Fig. 6: Fleeing one-year-old doe in the middle of summer. She was hiding until the very last moment. — Note the earmark, the outer side of which was always white to assure visibility, whereas the inner part was colored according to the year of birth, so that an observer could tell the age of a deer looking in his direction.

Fig. 7: Pregnant doe in April. The more convex outline of the belly (as compared to a one-year-old) begins to show. — This animal belongs to an age group, on which a different type of collar was tested.

Fig. 8a: As part of an experiment on the reaction of roe deer populations to very high population densities (see Chapter B. 1), food out of automatic feeding devices was available to the deer ad libitum (one feeder per 6—10 ha).

Fig. 8b: Feeding devices, which were simultaneously accessible from opposite sides, proved to be most practical, because the deer hardly interfere with each other when using them. — The covers of the feed troughs are smeared with sebum. The animals had to open them by pushing with their heads. This motion was transferred mechanically to a recording device in the top of the feeder.

Fig. 9a: Trapping corral in winter. Between the end of November and January as many of the deer in the enclosure as possible were caught, weighed and marked. During the rest of the time the feeders in the center of the trapping corral were freely accessible.

Fig. 9b: Freestanding, simple box-traps also proved efficient when there was snow. — As it was unavoidable that individuals were caught repeatedly, these studies could only be carried out using very gentle catching methods. — Anton Wagner (left) and the author with a six-and-a-half-year-old territorial buck „in velvet", just caught, who had broken his collar during fights in the summer.

Fig. 10: On the "Roe Deer Farm" over 25 animals were kept at the same time under controllable conditions, singly or in small groups. — Part of the females' tract, still under construction.

Fig. 11: On the deer farm the same feed was used as in the enclosure. The composition of the feed offered over the years remained as constant as possible. For animals kept in groups, the additional energy requirement during times of social antagonism could also be measured. — Here a group of yearlings, beginning of July. A "reserved", but high-ranking buck lies on the ground, while the highest-ranking buck secures recognition.

Fig. 12: Food intake (grams dry feed per animal per day) of ten three to four-year-old bucks on the "deer farm". Average, error of average and extrema are given. The feed composition is described in Chapter B. 2.3.

Fig. 13: Energy intake (above: digestible kcal) and weight change (below: ± g) per kilogram "metabolic body weight" (see text) and per day of bucks over 19 months old on the deer farm. Average values over a period of at least 8 days each. While the antlers are cleaned in March and when the territories are marked and defended at the beginning of May, the bucks lose weight in spite of high food intake. On the other hand they gain weight despite low food intake when socially inactive in April. For further explanation, see text.

Fig. 14a: Energy intake of females on the "deer farm" (units as in Fig. 13). — Note that the time axis starts in March!

Fig. 14b: Weight changes of females on the "deer farm". — Not till a few weeks before giving birth do pregnant does noticeably increase their food inake; their weight, too, does not increase significantly until then. Lactating does have to eat a large amount in proportion to their number of kids. The highest food intake is shortly before the rutting days.

Fig. 15: Energy intake and calculated "energy requirement for maintenance" (see text) for two bucks of different character on the deer farm. — Times when energy is stored (mainly as fat) alternate with times when these stores are drawn upon. In the case of these two bucks, the phases are almost simultanceous, but their relative amplitudes differ substantially.

Fig. 16: Proportion of observations of direct social antagonism between bucks within the enclosure in the course of the year, in percent of the total number of observations of all bucks (evaluation in three-week intervals).

The intensity of the encounters increases during the spring, while their relative frequency diminishes. Summer is quiet, but before and after the rutting season there are many fights again. Though absolutely counted, only few observations were made in October, a high percentage of them were fights carried out discretely.

Fig. 17: Proportion of observations with four different acts of marking behavior by bucks in the enclosure in the course of the year, in percent of the total number of observations of all bucks. — When acts of marking occur frequently in the spring, direct social antagonism is rare and vice versa (see. Fig. 16). At the beginning of the rutting season in July, the evaluation interval — though reduced to 10 days — is still too long to show these details.

Fig. 18: Pure "marking behavior" (see glossary) of four classes of bucks in the enclosure in the course of the year, in percent of the total number of observations of bucks in the respective classes. — The "older territorial bucks" "mark" most frequently and begin to show marking behavior earlier in the year than other classes.

Fig. 19: Comparison of the recorded feeding activity of two bucks of the Deer Farm, as a demonstration for extreme differences in individual activity distribution over the 24 hours of a day. — The basis for this evaluation were 15-minute intervals. It was noted whether the feeder was used during a certain interval (automatic registration, see. Fig. 8 b) or not. The frequency of usage within a given interval was not taken into consideration. — When, as in this case for example, nine incidents of activity were recorded in 13 days of registration (26th of December — 7th of January) for the time period between 7:00 and 7:15 a. m., the percentage of 9 to 13 (= 69 %) is a measurement for the average activity at this time of day. Finally, a moving average was calculated using three neighboring percentages of activity each, in order to smooth the curve. — With respect to the activity diagrams for the enclosure (Fig. 20), the data were accumulated from all the feeding devices, evaluated in the manner described for the single feeders.

Fig. 20: Feeding activity in the enclosure, registered at 9—13 feeders in a year with relatively low (1972/73), respectively already relatively high population density (1974/75). — Each diagram is based on 1200 to 4500 counted 15-minute intervals with acitivity,

as an average approximately 2100, which were evaluated according to the method described in the legend to Fig. 19.

Fig. 21: "Social antagonism" in the enclosure in the course of the year, over a period of four years with increasing population density — measured as the synchronization of feeding activity of the population as a whole. The curve shows the feeding activity minima in percent of the maxima. — For further explanation, see text.

Fig. 22: Emigration distance of roe deer that were marked as kids and mostly later shot. — Data from the files of marked game of the "Institut für Wildforschung und Jagdkunde, Göttingen". These data were compiled from many places in the German-speaking regions of Central Europe over the past 70 years. Only those data were used that specified the weight of the killed animal as well as the emigration distance (see Fig. 40).

Fig. 23: Relative frequency of "excursions" in the course of the year. — The number of observations in the enclosure interpreted as "excursions" were expressed in percent of the total amount of observations per time interval. 39 % of the excursions but 50 % of the observations were registered for the time between March 10th and May 10th.

Fig. 24: Example of a homerange map for one year. — Old doe "square", earmark no. 9, year: 1976. Observation records shortened. Observation no. 4 shows an "excursion".

Fig. 25: Average homerange sizes (ha, estimated) over the seasons, for three classes each of males and females in the enclosure, 1972—1975. — The summer homeranges are smaller than the autumn and winter homeranges by all classes. Altogether, the size of the homeranges of bucks clearly diminishes from 1972 to 1975 as the population density increases, but it stays the same for female deer. For further explanation, see text.

Fig. 26: Territories of bucks in the enclosure for the summers 1972—1976. — For explanation, see text. — Territory: hatched; disputed territory: crosshatched; range of a "quasi territorial buck": dotted.

Fig. 27: Breeding areas in the enclosure in the summers 1972—1976. — For explanations, see text. — Successful raising of at least one kid: horizontal hatching; overlapping of the ranges of two does: crosshatched; overlapping of the ranges of three or more does: black; kid-raising not successful, kids die by August: diagonally hatched; doe dies giving birth: borderline dotted; doe not pregnant, though older than 23 months: area dotted.

Fig. 28: The number of "young bucks" (yearlings and older non-territorial bucks) in the breeding areas stays relatively small due to the influence of the territorial bucks, even though these areas are the most favorable roe deer biotopes. — Enclosure, summer 1972 to 1976. (Explanations in the text. For number of existing young bucks see Table 18.). — Breeding areas without young bucks: black; with 1 young buck: crosshatched; with 2 young bucks: hatched; with 3 or more young bucks: dotted.

Fig. 29: Relative frequency of "young bucks" per areal unit in the enclosure, outside and inside of breeding areas in the summer 1976 (see Table 18).

Fig. 30: Examples for the homeranges of closely-related does in the enclosure.

Fig. 30 a: Clan of four females by still relatively low population density in 1973. — Progenitor is ♀▮ (earmark no. 360); ♀△ (131), ♀T (310) and ♀⧖ (254) are daughters from the years 1970, 1971 and 1972.

Fig. 30 b: Clan of four females 1974. — The progenitor ♀ nix (earmark no. 353) died in April 1972. ♀ 1 (104) and ♀nix (308) are her daughters from the years 1970 and 1971; ♀▯▯ (215) and ♀KT (74) are daughters of ♀ 1 from the years 1972 and 1973 (see Fig. 47).

Fig. 30 c: Clan of five females by relatively high population density in 1975. — The same clan as in Fig. 30 b. One daughter of ♀ 1, born in 1974, already died in the winter of 1974/75. The first daughter of ♀nix (1974) enlarged the original clan. At the same time she caused an obvious spatial separation into two units, because, two groups had developed that were more closely related among themselves.

Fig. 31: Survey of the female clans in the enclosure in 1975 and 1976. — Mother and daughter are connected with an arrow, more distantly related does with a line. Socially isolated females are marked with a thick arrow. — The shaded area is practically without natural food for roe deer.

Fig. 32: Fetal growth (length from head to tail, mm) by first-bearing (open circle) and older females (filled circle) during period of gestation. Females that died naturally are marked with triangles. — The development of the fetusses is clearly retarded with first-bearing mothers.

Fig. 33: Average weight of twin kids (filled symbol for single kids) on the day of birth, as a function of the mother's weight a few days after birth. — Data from the deer farm.

Fig. 34: Daily weight increase (g per day, as the average for at least 8 days in each case) of kids in their first year. — The kids were raised by their mothers on the "Roe Deer Farm" without human interference. In autumn the weight increase slows down fast; there is almost no increase in winter.

Fig. 35: Live weight of roe kids of the enclosure in December for the years 1971 to 1976. — Further explanations in the text.

Fig. 36: Weight progress (eviscerated, head included) of male roe deer in various biotopes and under different population density conditions. — Further explanations in the text.

Fig. 37: Weight progress of females from the Deer Farm. — These equally well fed deer were already fully grown at the age of 14 to 15 months.

Fig. 38: Weight progress of two especially light, wild-caught male kids, trapped in the winter of 1972/73, after they came into the Deer Farm (see Fig. 15). — These bucks did not make up for their low weight; they developed slowly and did not reach their maximum weight until the age of four years.

Fig. 39: Weight progress of healthy male and female roe deer from the enclosure. — Classification into age groups took place according to age at the time of weighing in December of the years 1971 to 1975. — Further explanations in the text.

Fig. 40: Body weight (neatly eviscerated) of does and bucks that had been marked as kids and later shot a known distance away from their respective marking places. — Data from the marked-game files of the "Institut für Wildforschung und Jagdkunde, Göttingen". — Only those 1058 information units were included, which reported both the animal's weight and the distance between the places where the animal was marked and shot. Further data could be derived, if distances were calculated from given locations. Animals referred to as "sick" were not taken into consideration.

Fig. 41: Average weight progress of "early" and "late" developing males from the Enclosure. — Classification according to behavior as a yearling. Explanations in the text.

Fig. 42: Comparison of the age structure of the roe deer population in winter within the area of the Stammham Enclosure before (1969) and after (1971) the fencing was completed and artificial feeding was introduced. — Details in the text.

Fig. 43: Age structure of the population in the enclosure in December of the years 1972 to 1976. — The number of individuals of the age group 1971 and older was regulated by us during the winter of 1971/72. — Note the mortality of the 1970-age class as compared to older classes. For further explanations, see text.

Fig. 44: Average survival curve of the deer in the Stammham Enclosure. — Compiled from the data in the tables no. 1, 3 and 4 of the appendix.

Fig. 45: Live weight of kids in December as a function of the weight of their mothers in the month of December previous to birth (enclosure, 1972—1976). — Modifying factors are: the sex of the kids, number of kids per mother, social status of the kid within the mother-kid-group and the social status of the mother within the clan. — Female kids with brothers are the lightest in weight, especially if they are the offspring of socially inferior mothers.

Fig. 46: Date of rutting as a function of the live weight of one-year-old does in July and August. — Details in the text.

Fig. 47: Reproductive success of selected female clans of the enclosure from 1970 to 1976. — Each individual is represented by a horizontal line, which also indicates its life span. — The four "family clans" grew in number differently, according to their biotopes. The first and the last clan (progenitors ♀▮ and ♀⧗ ) lived in areas that were favorable as roe deer biotopes, but limited in space (♀⧗ , by spruce stands) or by neighboring clans (♀▮, neighboring clans ♀▲ and ♀●). Both clans show normal birth rates but low survival rates of the young. — The clan of ♀T indicates what could be called a "normal development". The clan of ♀nix lived in a mature stand with patches of young growth; these patches were enlarged every year through lumbering. In addition — for reasons unknown — a non-related doe could not sustain herself and her offspring in this neighborhood. This group died out in winter 1975/76 with the death of ♀▮▮ . In accordance with the biotope enlargement through lumbering and due to reduced intraspecific competition, a remarkably high survival rate of the clan members of ♀nix becomes evident.

## English legends to the tables

Tab. 1: Observations of Roe Deer in the "Roe-Deer-Enclosure Stammham (130 ha)" horizontal (h): Time span of observations in the years . . . vertical (v): Number of observation tours, hours of observation, hours per obs. tour; deer present (kids excluded), observed deer, social class spotted; observed deer per hour.

Tab. 2: Digestibility (per cent of dry mass) of man-selected combinatins of favoured plant species by roe deer in the course of the year (months). — Drozdz and Osiecki 1973, 1975.

Tab. 3: Energy reqirements of White-tailed deer in different action (Moen 1973). — (v): Lying, resting; standing; ruminating; eating; (v, right): moving slowly, 10 % climbing included; playing; fleeing, rushing. — 1) These values are weight-dependent, they augment with lower, and fall with higher body weights. Calculation here is based on a deer of 100 kg life weight. In roe deer (life weight 15 to 30 kg) these values are even more divergent. — 2) equal to ca. 100 digestible Kcal/kg life weight, powered by 0,75, per day. — See Text.

Tab. 4: Comparison of energy requirements "for maintenance" in roe deer (digestible energy (Kcal) per kg life weight, powered by 0,75, per day). — (h): Time/behaviour; . . . ; this contribution; remarks. — (v, left): winter, resting deer; normal behaving deer; molting time in spring; summer, resting individual in June; normal behaving, beginning of July; lactating doe (mid July); fall (fat deposition), resting individual. — (v, right): 1) four very calm does during gestation. 2)3) Minimum.

Tab. 5: Energy requirements for maintenance in roe bucks and in non-pregnant, non-lactating does (digestible energy, see Tab. 4). — (h): Males; females; males in % of females; time/behaviour. — (v): Dec.-Febr., beginning of March, beg. April (bucks calm), bucks clean antlers (end of March), bucks are "territorial" (beg. May), end of April to May (bucks calm again), beg. June, end June, beg. July, rut, first heat in does, Sept./Oct., Nov./ Dec., Average. — Remark: During the rut the "measured" bucks and does were kept individually.

Tab. 6: Energy requirements for maintenance in reproducing and in non-reproducing fully-grown females. — (h) reprod. does; non-reprod. does; reprod. in % of non-reprod.; time. — (v): . . . months . . . , shortly before . . . and after birth, . . . , rut.

Tab. 7: Energy intake in lactating does. (1) digestible energy, see Tab. 4). — (h): energy intake end of June/beginning of July; proportion; difference. — (v): non-lactating doe; lactating doe, 1 kid; lact. doe, 2 kids.

Tab. 8: Mean energy requirements "for maintenance" and individual deviations in 7 to 9 isolated female roe deer, more than 16 months old, in the "Roe-Deer-Farm" 1975/76 (digestible energy, see Tab. 4). — (h): Group, time; average; maximum, minimum, in % of average. — (v): females without kid: Sept./Oct., Nov./Dec.; pregnant does, months . . . ; lactating does, months . . . ; rut.

Tab. 9: Frequency of some behavioural acts[1]) in the observation years 1972, 1975, and 1976 in the "Roe-Deer-Enclosure (130 ha)". — a) marking behaviour of males. — (h): social class; total number of observations (= 100 %); number of obs. "with behaviour" (in % of total obs.), "scent-marking", "scraping", "frying", "barking". — (v): mature territorial males; bucks, territorial for the first time; non-territorial males; yearling bucks. — 1) Each "behavioural act" was counted separately. If f. ex. in the observation in question a male changed from "scraping" to "marking" and "frying" several times, each of these different actions was counted only once, not regarding the frequency or intensity of the "behaviour" within the observation time. — b) bucks involved in fighting behaviour[2]) (in parentheses: % of total number of obs., see a)). — (h): see (v) in Tab. 9 a). — (v): "displaying", "threatening", "chasing", "fighting"; "social interaction" (= total). — 2) Every male involved in an interaction was counted separately. "Display" and "threat" was only counted, when these acts seemed sufficient for deciding the interaction. When "chase" and "fight" was noted, preceding "display" and "threat" was not counted.

Tab. 10: Relative topographic constancy of marked roe deer (Data from Institut für Wildforschung und Jagdkunde, Göttingen). — (h) Distance between the spots of marking as young kid and of killing or natural death. — Males, females; Age (months), total number (= 100 %). — Statements in % of total of the class in question.

Tab. 11: "Emigration"[1]) from year to year (in age classes) within the Roe-Deer-Enclosure 1972 to 1976. — 1) An individual inside the enclosure was "emigrated" when the geometrical centre of its home range had shifted from one year to the next over a distance of more than 250 m. — (h): Sex/age (years); number judged; number emigrated; percent. — Remarks (v): two of them only for one year, then they came back. — They remained inside the borders of their young-doe-age home ranges. — 4 of them had migrated before as a yearling, too. — 2 of them had migrated earlier, too. — 1 of them had migrated before as a two-year-old.

Tab. 12: Home range shifting analyzed by time of year (31 animals judged).

Tab. 13: Home range sizes (hectares, estimated by the author) of roe deer individuals, which could be observed for two or more years (Roe-Deer-Enclosure 130 ha). — (h): observation time (number of years); number of deer; average with statistical error ($p = 5\%$); extrema. — (v): females; males.

Tab. 14: Home range sizes in a year's time (estimated, see Tab. 13) in relation to the age of the individual[1]) (Roe-Deer-Enclosure 130 ha). — (h): Age (years); number of individuals; home range size (ha), average with error, extrema. — (v): females; males; kids. — 1) In this table only data from 1972 to 1975 are used. 1976 was not included, because several seasons were inadequately covered by observations. Home range size would otherwise be underestimated. — I used groups of the same age, irrespective of the year of birth.

Tab. 15: Number of roe deer at an age of more than seven months, which were present in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha" from 1972 to 1977 (Winter = W, Spring = F, summer = S, fall = H). 1) For the definition of the seasons see the following chapter. — 2) The "starting density" was triggered by us in winter 1971/72 to be 37 deer per 130 ha. — 3) ♀ fully grown doe, she normally has given birth at least one time before; ♀ primipara, young doe, giving birth for the first time (2 non-pregnant individuals in 1974 and 1 in 1975 included); ♀ young female, age between ca 8 and 19 months; ♂ territorial buck, age not regarded; ♂ non-territorial buck, more than 20 months old; ♂ yearling, age between 8 and 19 months. — 4) In 1975 there was an unusually high mortality, caused mainly by diarrhoea; in 1976 and 1977 such mortality was much less important.

Tab. 16: Average home range sizes of roe deer in a year's time (estimated, see Tab. 13) inside the "Roe-Deer-Enclosure" from 1972 to 1976. Home range shifting was left out of consideration. — (v): Class, see Tab. 15, 3); females; males. — 1) In 1973 there were no observations done in fall. In 1974 only very few obs. in the time of June. 1st, to July, 24, th are registered. In 1976 intensive observation work was done only in the time from March, 18th, to May, 31st, and from July, 14th, to August, 10th. — Regarding the seasonal representation of obs., the years 1972 and 1975 are comparable best. — 2) Number of individuals considered. 3) Average year-round home range in hectares. — 4) See Tab. 15, remark 3).

Tab. 17: Overlapping of "Buck-Territories" and "Kid-Rearing-Areas" in the summers 1972 to 1976, at the same time a survey on breeding success (Roe-Deer-Enclosure 130 ha)[1]). — 1) In does that died giving birth or that lost their kids early, the home range of late pregnancy and the first days of lactation was regarded. — (h): first line: Number of "Kid-Rearing-Areas"; totally inside of "Buck-Territories", inside 1 territory, overlapping with two or more territories; more than 10% of the area outside of "Buck-Territories". — Second line: at least one kid of the set stays alife until August. — Third line: Breeding success in % of kid-sets.

Tab. 18: Overlapping of the "summer"-home ranges of yearlings and Non-Territorial-Bucks (together: "Young Bucks") with the "Kid-Rearing-Areas" — counted by 0,25 ha-quadrants (Roe-Deer-Enclosure 130 ha, 1972—1976). — (h): "summer" of the year..., average. — (v): Accumulated plane of the "Kid-Rearing-Areas" (ha); number of "Young Bucks" present; Percent of "Kid-Rearing-Area" with contemporaneus presence of "Young Bucks" (number).

Tab. 19: Average distance between the geometric centres of the "summer"-home ranges of related and non-related female roe deer[1]). — (v): Mother — one year old daughter; one year old female — two next neighbored, non-related, lactating does; Mother — two year old daughter; female giving birth for the first time — two next neighbored, non-related, lactating does. — 1) Differences over 40 m are significant (p = 5%). — 2) Relatedness sufficiently known only in one young doe. — 3) Two "emigrations" of one-year-old does not regarded, because of certain circumstances.

Tab. 20: Growth of fetusses (y = crown-rump-lenght, mm) in relation to time of year (x = days, counted from January 1st). — (v): Fetusses of young does, giving birth for the first time; fetusses of older females.

Tab. 21: Weight of young kids (gram) on their first day of life. — (h): Number; average; mean error of average; standard deviation. — (v): Roe-Deer-Farm, male, female; free range and Roe-Deer-Enclosures. — 1) One male kid in the "Farm" was unable to stay alive weighing only 1050 g. — Two female kids from the range, out of a set of four, two hours after birth weighed 1030 and 1050 g. The second survived and later got to an age of four years in the "Farm". — These three kids are not regarded in the table.

Tab. 22: Weight differences in twin-kids (%, female = 100%, in equally-sexed twins the lesser = 100%). — (h): Number of twin pairs; weight difference. — (v): Different sexes (total), fetusses, kids; equal sexes. — 1) One extremum with a difference of 43% was left out of consideration. — 2) per definitionem. — 3) Average with mean error. — 4) Five pairs out of STRANDGAARD 1972 b.

Tab. 23: Weight (gram) and number of healthy kids which the author was able to catch from the range and the enclosures (Roe-Deer-Farm excluded).

Tab. 24: Life weights of kids (kg) in December. — "Roe-Deer-Enclosure 130 ha", 1971—1976. — (h): Late winter victims; surviving kids. Number, average, mean error. — (v) Male, female, total. — 1) One heavier kid seemingly was killed by a fox, who surprised the sleeping animal (reconstruction, snow prints). — 2) This, and a second, non-marked, very small kid survived a relatively mild winter with the aid of a strange behaviour in

their search for food: they likely did not frequent any of the numerous feeding devices, but rummaged the old stands of *Deschampsia caespitosa* and other tussock grasses on a one-year-old clear-cut. In this way from December to March they found the presumably easiest digestible natural food in their home ranges in these months.

Tab. 25: Average weight development in three male "Early-" and three "Late-Developers" from the Roe-Deer-Enclosure, which could be weighed every year. — (h): Mean weight at an age of (years). — (v): Yearlings with "agressive" behaviour; yearlings with "reserved" behaviour; weight difference; ear mark No . . .

Tab. 26: Mean age of the roe deer population in the "Enclosure 130 ha" in December. — (v): Year; male; female; total. — 1) free range, enclosure not yet existing.

Tab. 27: Mean age of roe deer in Denmark (December). — (h): Kalø (free range); Rye-Nørskov (big enclosure). — From STRANDGAARD 1972 a. — 1) Several mature bucks had been killed in the preceeding summer.

Tab. 28: Causes of death in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha", Dec. 1971 to Dec. 1976. — (h): Age: Kids, May—August; kids, Sept.—April; 1 year, 2 y . . . ; total. — (v): cause: accident, shooting, "intervention"; diarrhoea, winter victims (diarrhoea excluded), age, injury by antlers, fox and boar, shortly after birth, perinatal, subtotal; unknown causes; "natural" causes; total.

Tab. 29: Survival- and loss rates (in parentheses) of the kids of primipara and older does[1]) from the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha", 1972—1975. Figures in % of total. — (h): first line: age of kids . . . months. — second line: 100—107 kids (= 100 %) of "older does" . . . survival rate (% of total), loss rate (% of preceeding figure). — third line: 35—38 kids (= 100 %) of mothers giving birth for the first time. — 1) In "very old" mothers kid losses augment again . . . These females were observed to be pregnant in spring, but not lactating in summer.

Tab. 30: Breeding success of females giving birth for the first time in relation to their average life weight (Roe-Deer-Encl.). — (h) Summer (year); number of two-year-old does present in spring; average life weight of these individuals at the age of 19 months; kid-rate (living kids in August) in % of the two-year-old does.

Tab. 31: Pregnancy rates from different experimental enclosures at Stammham. — Number of fetusses in % of pregnant does. (In parantheses: Number of individuals examined). — (h): Age: kids; primipara; older does; total (without kids). — (v): area: large enclosure without special feeding; roe-deer-enclosures with automatic feeding devices; roe-deer-farm. — 1) A fourth doe, not especially small, three years old, killed in April, had no corpora lutea and no fetusses. This seems to be one of the very rare real non-reproductive females. — 2) One of the kids was pregnant: killed the 13th of February, life weight 16,5 kg (upper limit of the then known life weights for kids). — The crown-rump-length of the male fetus was 81 mm. — 3) A doe with two fetusses in resorption, 46 and 105 mm long (beginning of February) is included. — 4) Mainly derived from birth rates.

Tab. 32: Weight differences in twin sets (December, life weights). — (h): Kids . . . total, "dominant" mother, "inferior" mother. — (v): Number of weighed sets; difference (kg); difference in % of the lesser partner.

Tab. 33: Life weights of kids in December (y) as a function of the weight of the mother in December preceeding birth (x), with special reference to dominance relationships in the female clans. "Roe-Deer-Enclosure 130 ha" 1972—1976. — See Fig. 45! — (v): Class: male kids (2 of them not regarded); brother or sister present; mother dominant, mother inferior; grown up as single kids, . . . Female kids (7 of them not regarded); brother present, . . . , grown up single, . . . , sister present, . . . .

Tab. 34: Sex ratio in the "mature" part of the population in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha" (Territorial Bucks: Pregnant Does = x : 1) in April of the years 1972—1976. — (v): year; numbers; sex ratio (x).

Tab. 35: Sex ratio in the half-year-old kids in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha" 1969 to 1976 (male : female = x : 1). — 1) Influence of hunting not statable.

Tab. 36: Sex ratios in roe deer kids (male : female = x : 1) in different areas and under different conditions. — a) real numbers (in parentheses: sex unknown). — (v): first line: Area: "Roe-Deer-Enclosure 130 ha"; enclosure "Umgriff 15 ha"; free range at Stammham, 100 ha of woodland; "Roe-Deer-Farm"; Northern Frisia, marshland with agriculture; Dune-area south of Haarlem, Netherlands. — (v): second line: time: birth; pregnancy shortly before birth time, late summer; 1974: 11 months old, 1975: 5 to 7 months old; birth; kids 10 to 11 months old; kids 9 to 10 months old. — (v): third line: mother: primipara, older, total; . . . ; lives inside the forest, at the forest edge to agriculture, total area; . . . ; year of birth. b) ratios. — (v): left column: "Roe-Deer-Enclosure" (trend of increasing deer density from 1972 to 1976); . . . ; Dunes near Haarlem, NL (two times trend of increasing population density, separated by a population crash at the end of the winter 1969/70).

Tab. 37: Number and sex ratio of the young of White-tailed deer mothers under experimentally different feeding regimes shortly before rutting time (Data from VERME 1965, 1969). — (h): well fed; moderately fed. — (v): Number of tried females; two of the moderately nourished does did not get into rut; born kids; % male kids.

Tab. 38: First green leaves on Beech trees *(Fagus silvatica)* in the Roe-Deer-Enclosure. — Dates.

Tab. 39: Rutting time in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha". — (v): Year; number of observations[4]) of sexual behaviour; earliest and latest date, rut in autumn, date[5]); average rutting date (summer obs. only) in days, counted from July, 1st; mean statistical error ($p = 5\%$) of the average (days). — 1) 1973 from August, 8th, to mid November no observations done. — 2) 1974: intensive observation work beginning only on July 25th. — 3) 1976 in rutting time only 19 observation tours were done from 14th July to 10th Aug. — 4) Only Territorial Bucks were actively involved. Three exceptions, see chapter 4.3.1. — 5) Single observations: Oct. 13th, 1975, intensive sexual behaviour, male licks vulva. — Oct. 14th, 1972, buck seems "interested" in a special doe, who does not "stand", yet. — Oct. 15th, 1975, intensive sexual behaviour, male licks vulva; same male, different female (see above). — Nov. 5th, 1974, male "on search", seemingly excited.

Tab. 40: Birth time in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha". — In this table only does are included, whose date of delivery could be determined to less than 5 days, mostly 1 to 2 days. — (v): Year; does present; does regarded; earliest, latest birth; average birth time (days past May, 1st); mean error of average (days). — 1) If one female is not counted, who gave birth "far too early" — related to the development of the vegetation — on May, 3rd or 4th, there remain the following data for 1973: $n = 15$, earliest birth 18. V., average $31{,}4 \pm 1{,}5$. — 2) 1974, the peak of birth time could only be estimated. — 3) See remarks in chapter 6.6.2.1.

Tab. 41: Duration of pregnancy between observed days of rutting and of birth in individually known roe deer. — (v): first column: place; Roe-Deer-Enclosure, Roe-Deer-Farm. — (v): second line: Female group (number of individuals): primipara; older does; total, 5 birth losses and some lesser known birth times included; rutting after August, 5th; rutting before July 20th; . . . ; . . . ; retarded gestation[1]). — (v): third column: duration of pregnancy (days), average, error of average, minimum, maximum. — 1) A large doe, that chared the farm box with a second doe giving birth a week earlier, set two kids after 304 days; a small primipara, suffering from a few weeks of diarrhoea in late pregnancy, gave birth to two kids after 310 days; a "nervous" primipara, who ate very little in the last three months of gestation, set two kids, very different in size, after 313 days.

Tab. 42: Duration of gestation in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha" in two years with much observation. — (h): Gestation (year); duration (days); rut[1]) in the year preceeding birth; birth[2]); first green leaves on Beech trees. — 1) days past first July. — 2) days past first May. — Average with error. The Duration of gestation was derived from these means.

App. Tab. 1: Duration of life, weight development, and cause of death in individual roe deer from the "Enclosure 130 ha", that reached an age of at least six months.
a) males. b) females. — Horizontal (h): ear mark number; year of birth; day of birth; mother; life weights (kg) in Nov.—*Dez.*—Jan. 1971—1976; date of death; cause of death (not translated).

App. Tab. 2: Home range sizes (hectares, estimated by the author) of roe deer in the "Enclosure 130 ha" from 1972 to 1976. — Winter (W), spring (F), summer (S), fall (H), whole year (J), life time as far as observed (T). — a) males. b) females. — Note the remarks in table 16.

App. Tab. 3: Kinsmanship of the roe deer in the "Enclosure 130 ha" (individual collar marks). — Mother-offspring-relations from 1971 to 1976.

App. Tab. 4: Birth rates and kid rates (December) in the "Roe-Deer-Enclosure 130 ha", 1970—1976.
Vertical (v): Primipara (age 24 months), out of these pregnant, healthy after birth; born young (minimum figure); leaded young; birth rate %, by pregnants only; kid rate %.
— Older does (36 months and more), ... ....
— Total (all females more than 24 months old), ... ....

Remarks:

1) The kids of the year 1970 could only be "counted" in December 1971.

2) In the winter 1970/71 some of the females were captured and put out of the enclosure. But there was no qualitative selection. The extremely high birth rates and kid rates in 1971 are caused in part by the very small proportion of primipara this year. It is not impossible but not very likely that one more (unmarked) female gave birth to kids, but was not seen and died before December 1971.

3) The group of primipara this year is a fairly good selection. This selection could be done with the reduction of the population in winter 1971/72, which preceeded the beginning of intensive observations. This is less true for the older does. — There were foxes and badgers reproducing inside the enclosure.

4) Most young kids were separated from their mothers, which could easily be caught, for several weeks during winter, because of a special trapping technique, that was no longer used in the following years. — During the trapping time these kids could not get to the feeding automats. Some of them came into poor condition. — One family of foxes and 4 one-year-old wild boar may have decimated the young kids in spring.

5) This year, females were only set aside when they were caught together with their kids. Otherwise they were released again. So, this year, no lesser development in kids should be observed. — There were two relatively small young does and a large, healthy older one, that were not pregnant in spring 1974. That is the reason why birth rate this year seems to be small. — Foxes and badgers were present.

6) This is the first year to reproduce for the little developed year class 1973. There are very poor kid rates observed in this class. — One to two wild boar (until August), foxes and at least two badgers were present.

7) One primipara died after birth. An older doe had an early birth at the end of April. One other older doe died from infections after birth. — Two fox families raised their offspring inside the enclosure.

App. Tab. 5: Number of observations of individual roe deer in the "Enclosure 130 ha" from 1972 to 1976. — Individuals are arranged by year of birth (vertical); numbers of observations are related to the seasons Winter, Spring, Summer, Fall, and to the whole year; a total is given as "years of observation / number of observations" on an individual basis.

a) Females. Non-pregnant and non-lactating individuals are underlined.
b) Males. Territorial males are underlined.
App. Tab. 6: On the identification of the different roe-deer in the enclosure concerning year of birth, number of ear-mark, colour and symbol of collar.

## F. Literaturverzeichnis


Abler, W. A., D. E. Buckland, R. L. Kirkpatrick, P. F. Scanlon 1976: Plasma progestins and puberty in fawns as influenced by energy and protein. — J. Wildl. Manage. **40:** 442—446

Alexander, G. 1961: Energy expenditure and mortality in new-born lambs. — Proc. 4. th Internat. Congr. Animal Reproduction **3:** 630—637

— — 1962: Temperature regulation in the new-born lamb. The effect of wind and evaporation of water from the coat on metabolic rate and body temperature. — Summit metabolism. — Austr. J. Agric. Res. **13:** 82—99, 100—121

— — , I. McCane and R. H. Watson 1956: The relation of maternal nutrition to neo-natal mortality in Merino lambs. — Proc. III. Inter. Congr. An. Reprod., Cambridge **1:** 507

— — J. E. Peterson 1961: Neonatal mortality of lambs. — Austr. Vet. J. **37:** 371—381

— — , R. L. Reid, P. G. Schinkel, K. A. Ferguson 1962: Nutrition of the pregnant ewe. — Proc. 8.th Internat. Congr. Animal Reprod. **3:** 269—273

Alkittani, M. M. 1973: Äsungsbiologische Untersuchungen in drei österreichischen Rehwildrevieren als eine Grundlage für die Ableitung tragbarer Wilddichten. — Diss. Hochsch. f. Bodenkultur, Wien

— — , H. Mayer, K. Zukrigl 1975: Äsungskapazität und tragbare Wilddichten in drei ostösterreichischen Rehwildrevieren. — Allg. Forstzeitg. Wien **8:** 4

Almasan, H. 1970: Einige Daten über Schädelmaße des Rehes *(Capreolus capreolus* L.) im Verhältnis zum Alter. — Z. Jagdwiss. **16:** 172—175.

Andersen, N. J. 1953: Analysis of a Danish Roe-deer population. — Danish Review of Game Biology **2:** 121—155

Aschoff, J., Klotter, Wever, 1965: Circadian Clocks. — Amsterdam, North-Holland, Publishing Comp.

Bandy, P. J., 1965: A study of comparative growth in four races of Black-tailed Deer. — Diss. Univ. Vancouver B. C., Canada, pp. 189.

— — , Cowan, I. McT., Wood, A. J. 1956: A method for the assessment of the nutritional status of wild ungulates. — Can. J. Zool. **34:** 48—52

Barth, D., Giménez, T., Hoffmann, B., Karg, H. 1976: Testosteronkonzentrationen im peripheren Blut beim Rehbock *(Capreolus capreolus).* Saisonale und rhythmische Veränderungen sowie Beziehungen zu einigen Verhaltensweisen und anderen saisonabhängigen Parametern. — Z. Jagdwiss. **22:** 134—148

Bayern, A. von, J. von Bayern 1975: Über Rehe in einem steirischen Gebirgsrevier. — J. Bauer, Klischeeanstalt, Hamburg, 477 Farbfotos, pp. 207

Becker-Dillingen 1945: Die Ernährung des Wildes. — Zit. nach Bubenik 1959

Behnke, H. 1969: Großen Bock geschossen. — Der Deutsche Jäger **19:** 505—507

Bellows, R. A., A. L. Pope, A. B. Chapman and L. E. Casida 1963: Effect of level and sequence of feeding and breed on ovulation rate, embryo survival and fetal growth in the mature ewe. — J. Animal Sci. **22:** 101—108

Beninde, J. 1937: Naturgeschichte des Rothirsches. — Monographie Wildsäugetiere, IV. Leipzig. P. Schöps

Bernstein, M. E. 1954: Studies on the human sex ratio. 4. Evidence of genetic variation of the primary sex ratio in man. — J. Heredity **45:** 59—54.

BIEGER, W. 1931: Beiträge zur Wild- und Jagdkunde. — Parey, Berlin, pp. 126
— — 1932: Die Auswertung der Wildmarkenforschung. — Allg. Deutscher Jagdschutzverein, Berlin, pp. 144
BLANKENHORN, H. J. 1976: Kitz-Markierungsaktion. — „Jäger“ (Hamburg): 42—45.
BLAXTER, K. L. 1962: The energy metabolism of Ruminants. — Hutchinson, London
— — 1972: Bioenergetics of ruminant animals. — Proceedings of Internat. Symp. on Environmental Physiology (Bioenergetics). FASEB 1972. USA
BOBEK, B. S. BOROWSKI, R. DZIECIOLOWSKI 1975: Browse supply in various forest ecosystems. — Polish Ecological Studies **1**: 17—32
— — , A. DROZDZ, W. GRODZINSKY, J. WEINER 1974: Studies on the productivity of the Roe deer population in Poland. — XI. th Internat. Congr. Game Biol. Stockholm, 3.—7. 9. 1973. — Nat. Swed. Environment Protect. Board: 115—123
— — , K. PERZANOWSKI, G. SAJDAK, G. SZULAKOWSKA 1974 b: seasonal Changes in Quality and Quantity of Deer Browse in a Deciduous Forest. — XI.th Internat. Congr. Game Biol. Stockholm, 3.—7. 9. 1973. — Nat. Swed. Environment Protect. Board: 545—552
— — , J. WEINER, J. ZIELINSKI 1971: Food supply for deers in the deciduous forests of Southern Poland. — IUGB, Actes du X[e] Congr. Paris: 271—274
— — , J. WEINER, J. ZIELINSKI 1972: Food supply and its consumption by deer in a deciduous forest of Southern Poland. — Acta Theriol. **17**, (15): 187—202
BORG, K. 1970: On mortality and reproduction of Roe deer in Sweden during the period 1948—1969. — Viltrevy **7**: 121—149
BRAESTRUP, F. W. 1952: Hjorte bogen. — Hans Reitzels Forlag, Kopenhagen, pp. 110
BRAMLEY, P. S. 1970: Territoriality and reproductive behaviour of Roe deer. — J. Reprod. Fert. Suppl. **11**: 43—70
BROCKWAY, J. M., G. M. O. MALOIY 1967: Energy metabolism of the red deer. — J. Physiol. **194**: 22—248
BROWN, J. L., G. H. ORIANS 1970: Spacing patterns in mobile animals. — Annual Rev. Ecology u. Systematics **1**: 239—262
BRÜGGEMANN, J. 1967: Beiträge zur Wildbiologie und vergleichenden Tierphysiologie. I. Einführung. — Zt. Tierphys., Tierern. u. Futtermittelkd. **23**: 125
— — , A. ADAM, H. KARG 1965: ICSH-Bestimmungen in Hypophysen von Rehböcken (*Capreolus capreolus*) und Hirschen (*Cervus elaphus*) unter Berücksichtigung des Saisoneinflusses. — Acta Endocrinologica **48**: 569—580
— — , U. DRESCHER-KADEN 1970: Anmerkungen zur Fütterung von Reh- und Rotwild. — Wild u. Hund **72**: 1067
— — , D. GIESECKE, K. KÄRST 1965: Untersuchungen am Panseninhalt von Reh- und Rotwild. — VI. th Internat. Congr. Game Biol. 1963; The Nature Conservancy, London
— — , D. GIESECKE, K. WALSER-KÄRST 1967: Beiträge zur Wildbiologie und vergleichenden Tierphysiologie. II. Mikroorganismen im Pansen von Rothirsch und Reh (*Cervus elaphus, Capreolus capreolus*). — Zt. Tierphys., Tierern. u. Futtermittelkd. **23**: 143
— — , K. KÄRST 1962: Fütterung von Reh- und Rotwild. — Der Anblick **XVII**: 12
— — , K. WALSER-KÄRST, U. DRESCHER- KADEN 1970: Beiträge zur Wildbiologie und vergleichenden Tierphysiologie. III. Zusammensetzung der Ingesta des Pansens von Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Reh (*Capreolus capreolus*). — Zt. Tierphys., Tierern. u. Futtermittelkd. **26**
BRÜGGEMANN, U. 1967: Untersuchungen über den Stickstoff-Stoffwechsel im Panseninhalt von Rotwild und Rehwild. — Diss. rer. nat. München
BUBENIK, A. 1959: Grundlagen der Wildernährung. — Deutscher Bauernverlag, Berlin, pp. 299

Bubenik, A. B. 1960: Le rhythme nycthéméral et le régime journalier des ongulés sauvages; problémes théoretiques, rhythme d'activité du chevreuil. — Mammalia **24**: 1—59

— — 1962: Das Verhalten des Rehes am Tag und in der Nacht im Laufe des Jahres. — Die Pirsch (München), **24/25**: 944—947, 988—1000

— — 1965: Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh- und Rotwildes. — Z. Säugetierkd. **30**: 65—128

— — 1966: Das Geweih. — Verlag P. Parey, Hamburg

— — 1970: Rehwildhege und Rehwildbiologie. — Der Deutsche Jäger, **5—8** 1970: 109—112, 137—141, 168—172, 193—196, 389—394

Bubenik, A. B., J. Lochman 1956: Futterverbrauch und Tagesrhythmus der Futteraufnahme bei Reh- und Rotwild. — Z. Jagdwiss. **2**: 112—118

Bützler, W. 1972: Rotwild. — BLV München, pp. 165

Burschel, P. 1975: Schalenwildbestände und die Leistungsfähigkeit des Waldes als Problem der Forst- und Holzwirtschaft aus der Sicht des Waldbaus. — Allg. Forstzeitschr. München, **30**, (11): 214—221.

— — 1977: Wald und Wild aus der Sicht des Waldbaus. — „Wald und Wild", Heft 27 des Deutschen Rats für Landespflege, Bonn: 433—440

Burt, W. H. 1943: Territoriality and home range concept as applied to mammals. — J. Mammalogy **24**: 346—352

Calhoun, J. B., J. U. Casby 1958: The calculation of home range density of small mammals. — U. S. Dept. of Health, Education and Welfare, Public Health Monograph **55**: 1—24

Campling, R. C. 1970: Physical regulation of voluntary intake. — In: Philipson A. T. (ed): Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Newcastle, p. 226—234. Zit. nach Eisfeld 1976

Caughley, G. 1966: Mortality patterns in mammals. — Ecol. **47**: 906—918

— — 1970: Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar on New Zealand. — Ecol. **51**: 53—73

— — 1971: Offspring sex ratio and age of parents. — J. Reprod. Fert. **25**: 145—147

Challies, C. N. 1974: Trends in Red Deer *(Cervus elaphus)* Populations in Westland Forests. — Proc. New Zealand Ecol. Soc. Vol. **21**: 45—50

Clark, R. T. 1934: Studies on the physiology of reproduction in the sheep. I. The ovulation rate of the ewe as affected by the plane of nutrition. — Anat. Rec. **60**: 125

Crombrugghe, S. A. de 1964: Untersuchungen über die Reproduktion des Rotwildes in den Niederlanden. — Z. Jagdwiss. **10**: 91—101

Cumming, H. G. 1966: Behaviour and Dispersion in Roe deer. — Dr.-Thesis. Univ. of Aberdeen

— — 1974: Fraying behaviour and management of Roe deer. — The behaviour of Ungulates and its relation to management. Ed: V. Geist, F. Walther. — IUCN Publ. new series **24**: 813—829

Curio, E. 1975: Experimentelle Untersuchungen zur Öko-Ethologie von Räuber-Beute-Beziehungen. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **68**: 81—89

Daburon, H. 1968: Vers un meilleur aménagement sylvocynégétique par l'invetaire des gagnes a grand gibier. — Rev. Forest Francais **6**: 377—387

Dawkins, R. 1976: The Selfish Gene. — Oxford Univ. Press: pp. 224

Deutsche Landwirtschafts-Gesellschaft 1968: DLG-Futterwerttabelle für Wiederkäuer. Frankfurt/M.

Deutscher Rat für Landespflege, 1977: „Wald und Wild". — Heft 27 des Deutschen Rats für Landespflege, Hrsg. G. Olschowy, Bonn, pp. 75

Dierschke, H. 1974: Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortgefälle an Waldrändern. — Scripta Geobotanica. Hrsg. Lehrstuhl f. Geobotanik, Göttingen. Verl. E. Goltze, Göttingen: pp. 246

DJV-Handbuch 1976: „Jagd". — Selbstverlag Deutscher Jagdschutz Verband e. V., Bonn, pp. 422

Dragoev, P. 1964: Studies of the food of Roe deer and their food supply in Ludogore. — Gorsko stopanstvo **1**, (3): 71—81

Drescher-Kaden, Ute 1975: Nahrungswahl, mikrobielle Besiedlung und biochemische Leistungen der Mikroorganismen im Ruminoreticulum der Gemsen. — Verh. Ges. Ökologie, Wien: 69—75

— — 1976: Berechnungen über den Energiegewinn aus der Vergärung der Naturäsung im Pansen des Gamswildes. — Tagungsber. 2. Int. Gamswild-Treffen, Bled: 158—176

— — 1976: Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon. Mittlg. 1: Gewichtserhebungen und Kapazitätsmessungen am Verdauungstrakt, insbesondere am Pansen-Hauben-Raum von Reh, Damhirsch und Mufflon. — Z. Jagdwiss. **22**: 184—190

— — 1977: Studies about the energy supply of chamois by microbial fermentation of natural food in rumen and cecum during summer and winter in the Alps. — Transact. Int. Union Game Biol., Atlanta (im Druck)

— — , D. Giesecke, K. Walser-Kärst 1974: Verfahren zur Untersuchung mikrobieller Leistungen im Panseninhalt wildlebender Wiederkäuer post mortem. — XI. th Int. Congr. Game Biol. Stockholm, 3.—7. 9. 73. — Nat. Swed. Environment Protc. Bd. **1974**: 525—532

— — , V. Schulz, J. Gropp 1972: Die mutterlose Aufzucht von Rehkitzen mit verschiedenen Milchaustauschertypen. — Tierärztl. Umschau **8**: 396—412

— — , Seifelnasr, E. 1975: Untersuchungen über die Nahrungswahl und mikrobielle Besiedlung des Panseninhalts wildlebender Ruminantia. — Transact. Int. Union Game Biol., Lissabon (im Druck)

— — , Seifelnasr, E. A. 1977: Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon. Mittlg. 2: Rohnährstoffe im Panseninhalt von Reh, Damhirsch und Mufflon. — Z. Jagdwiss. **23**: 6—11

Drozdz, A. 1975 b: Food habits and food assimilation in mammals. — In: Grodzinski, Klekowski, Duncan (ed): Methods for Ecological Bioenergetics. — IBP-Handbook No. 24. Blackwell Sci. Publ. Oxford: 325—329

— — , A. Osiecki 1973: Intake and digestibility of natural feeds in Roe deer. — Acta Theriol. **18**: 81—91

— — , J. Weiner, Z. Gebczynska, M. Krasinska 1975: Some bioenergetic parameters of wild ruminants. — Polish Ecological Studies **1**, 2: 85—101

Eber, W. 1972: The primary production of the ground vegetation of the Luzulo-Fagetum. — In: Integrated Experimental Ecology, Ecological Studies 2. Ed. Heinz Ellenberg. — Springer, Heidelberg: pp. 214, 53—56

Eggeling, F. K., Freiherr von. — Staatliches Forstamt Nürnberg. Vorsitzender des „Niederwild"-Ausschusses im Bayerischen Jagdschutzverband e. V.

Egorov, O. V. 1967: Wild Ungulates of Yakutia. — Jerusalem 1967, Moskva 1965: pp. 250

Eiberle, K. 1962: Beobachtungen über das Verhalten des Rehwildes. — Schweiz. Z. Forstwesen **113**: 660—668

— — 1963: Über den Einfluß der Sonnenscheindauer auf die Entwicklung des Rehwildes. — Schweiz. Z. Forstwesen **114**

— — 1965: Über den Einfluß der Sonnenscheindauer auf die Gehörnentwicklung des Rehwildes. — Schweiz. Z. Forstwesen **116**: 60—64

— — 1965: Beitrag zur Qualitätskontrolle beim Rehwild. — Schweiz. Z. Forstwesen **116**: 740—752

— — 1967: Wildverteilungsstudien am Rehwild. — Schweiz. Z. Forstwesen **118**: 45—56

— — 1970: Über die Wirksamkeit von Zäunen im Walde. — Schweiz. Z. Forstwesen **121**

Eibl-Eibesfeldt, I. 1969: Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. — Piper, München: pp. 563

Eisfeld, D. 1973: Protein requirements of Roe deer (Capreolus capreolus) for maintenance. — Vortrag: XI. th Congr. IUGB, Stockholm. — Z. Jagdwiss. 1/1974

— — 1974 a: Haltung von Rehen zu Versuchszwecken. — Z. Säugetierkde. **39:** 190—199

— — 1974 b: Der Proteinbedarf des Rehes zur Erhaltung. — Z. Jagdwiss. **20:** 43—48

— — 1974 c: Der Eiweiß- und Energiebedarf des Rehes, diskutiert anhand von Laborversuchen. — Verh. Ges. Ökol., Erlangen: 129—139

— — 1974 d: Zum Eiweißbedarf des Rehes. — Verh. VIII. Symp. Verein. Österr. Wildgehege, Fuschl

— — 1975 a: Zusammenhänge zwischen Nahrungsqualität und Stickstoffgehalt im Panseninhalt und im Kot bei Rehen. — XII. Intern. Kongr. d. Wildbiol., Lissabon (im Druck)

— — 1975 b: Zur Regulation der Rehdichte und Vorschlag zur Neugestaltung der Abschußplanung. — Allg. Forstzeitschr. München **30,** (50): 1123—1127

— — 1976: Ernährungsphysiologie als Basis für die ökologische Beurteilung von Rehpopulationen. — Rev. Suisse de Zoologie **83:** 914—928

— — , H. Ellenberg 1974: Vorschlag einer neuen Abschußregelung für Rehwild. — Die Pirsch **26:** 858—860

— — , H. Ellenberg 1975: Rehwildabschußplanung ohne Zählung. — Wild und Hund **77:** 541—543

Ellenberg, Heinz 1973: Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: Ökosystemforschung (Hrsg. H. Ellenberg). Springer, Heidelberg: pp. 280

Ellenberg, H. 1971: Zur Biologie des Rehwildes in Schleswig-Holstein. — Staatsexamensarbeit in Biologie, Univ. Kiel, Inst. f. Haustierkde (unveröffentlicht).

— — 1973: Reproduction in roe deer *(Capreolus c. capreolus* L.) observed in Stammham Eclosure. Bavaria, Germany. — XI. th Congr. IUGB, Stockholm, 139—142. — Z. Jagdwiss. 1/1974

— — 1974 a: Beiträge zur Ökologie des Rehes *(Capreolus capreolus* L.). — Daten aus den Stammhamer Versuchsgehegen. — Diss. rer. nat. Selbstverlag. Kiel: pp. 133

— — 1974 b: Wilddichte, Ernährung und Vermehrung beim Reh. — Verhandl. Ges. f. Ökologie, Erlangen. Dr. W. Junk bv Publ., The Hague (1975): 59—76

— — 1974 c: Die Körpergröße des Rehes als Bioindikator. — Verhandl. Ges. f. Ökologie, Erlangen, 9. 13. 10. 1974. — Dr. W. Junk bv. Publ., The Hague: 141—154

— — 1974 d: Beobachtbarkeit und Zählbarkeit von Rehen. — BJV-Mitteilungen „Jagd in Bayern", Juni, Juli 1974

— — 1975: Neue Ergebnisse der Reh-Ökologie: Zählbarkeit, Wachstum, Vermehrung. — Allg. Forst Zeitschr. **30,** (50): 1113—1118

— — 1977 a: Das Reh in der Landschaft. — Jahrb. Verein z. Schutze der Bergwelt, München, **42:** 1—22

— — 1977 b: Schlußbericht zum Forschungsvorhaben „Durchführung ökologischer Grundlagenforschungen in Stammham auf dem Gelände des Wittelsbacher Ausgleichsfonds". — Beiträge zur Ökologie des Rehes. — Bayer. Staatsministerium f. Landesentwicklung und Umweltfragen, Selbstverlag: pp. 335 u. je ca. 70 graph. Darst. u. Tabellen

— — 1977 c: Reintroduction of Roe deer *(Capreolus capreolus)* to Abruzzi Mountains, Italy. — Seminar „Reintroduction, Techniques and Ethics", Rome, 29—30 VI 1976. Ed. Dr. Luigi Boitani. — WWF Italy, Rome: 109—119

— — , D. Eisfeld 1976: Versuche zur Rehwild-Abschußplanung nach der Kondition von Rehbeständen. — BJV-Mitteilungen „Jagd in Bayern", Juli 1976

El-Shiekh, A. S., C. V. Hulet, A. L. Pope, L. E. Casida 1955: Effect of level of feeding on the reproductive capacity of the ewe. — J. Animal Sci. **14:** 919

Espmark, Y. 1969: Mother-young relations and development of behaviour in roe-deer. — Viltrevy **6:** 461—540

— — 1974: Dominance relationship as a possible regulating factor in roe deer and reindeer populations. — The behavior of ungulates and its relation to management. Ed: V. Geist, F. Walther. — IUCN Publ. new series **24:** 787—796

Esser, W. 1958: Beitrag zur Untersuchung der Äsung des Rehwildes. — Z. Jagdwiss. **4:** 1—41

Felber, L. 1968: Studien in vitro über die Aktivität der Mikroorganismen aus dem Pansen von Rothirsch und Reh. — Diss. med. vet. München 1968

Feustel, G. 1967: Vergleichende Untersuchungen am Verdauungstrakt von Rothirsch *(Cervus elaphus)* und Reh *(Capreolus capreolus)* post mortem unter besonderer Berücksichtigung der Gerüst-Kohlehydrate und des Ligningehaltes der Ingesta. — Diss. med. vet. München 1967

Foote, R. H., P. Miller 1971: What might sex ratio control mean in the animal world? — Sex ratio at Birth-Prospects for Control. 1970 Sympos. Americ. Soc. Animal Sci.: 1—9

Foote, W. C., A. L. Pope, A. B. Chapman, L. E. Casida 1959: Reproction in the yearling ewe as affected by breed and sequence of feeding levels. I. Effects on ovulation rate and embryo survival. — J. Animal Sci. **18:** 453
II. Effects on fetal development. — J. Animal Sci. **18:** 463

Friedli, U. 1965: Häufigkeit der einzelnen Geburtsstörungen beim Rind unter schweizerischen Praxisverhältnissen. — Diss. med. vet. Bern; 40 p. (Zit. nach Wandeler 1975)

Funke, W. 1973: Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. — In: Ellenberg Heinz (Ed): Ökosystemforschung. Springer, Berlin: 143—164

— — 1977: Das zoologische Forschungsprogramm im Sollingprojekt. — Verhandl. Ges. Ökologie, Göttingen 1976: 49—58

Geiger, G., Hofmann, R., König, R. 1977: Vergleichend anatomische Untersuchungen an den Vormägen von Damwild *(Cervus dama* L. 1758) und Muffelwild *(Ovis ammon musimon* Pallas 1811). — Säugetierkundl. Mitt. **25:** 7—21

— — , A. Krämer 1974: Rank-order of Roe deer at artificial winter feeding sites in a Swiss Hunting District. — XI.th Internat. Congr. Game Biol. Stockholm, Sept. 1973. — Nat. Swedish Environment Protect. Board Publ. (1974): 107—114

Geist, V. 1971: Mountain Sheep. A. Study in Behaviour and Evolution. — Wildlife Behaviour and Ecology. Ed. G. B. Schaller. — Univ. Chicago Press: pp. 383

Georgii, B. 1973: Corpora lutea and adrenal weight in Roe deer. — XI.th Internat. Congr. Game Biol. Stockholm, Sept. 1973. — Nat. Swedish Environment Protect. Board Publ. (1974): 125—132

— — 1976: Untersuchungen über das Nebennierengewicht des Rehes *(Capreolus capreolus* L.). — Z. Jagdwiss. **22:** 85—97

— — 1977: Radiotelemetrische Messungen zur Aktivitätsperiodik des Rotwilds. — Vortrag: Deutsche Ges. Säugetierkunde, Bamberg

Gibson, W. N., K. MacArthur 1965: Roe deer and methods of control in the forests of south Scotland. — Forestry **28:** 173—182

Giesecke, D., H. K. Henderickx 1973: Biologie und Biochemie der mikrobiellen Verdauung. — BLV, München: pp. 373

Gimenez, T., D. Barth, B. Hoffmann, H. Karg 1975: Untersuchungen über die Testosteron-Spiegel im Blut von Rehböcken in Abhängigkeit von der Saison. — Sympos. Ges. f. Endokrinologie, 26. 2.—1. 3. 1975 München

Golley, F. B., Buechner, H. K., (Ed.) 1968: A practical guide to the study of the productivity of large herbivores. — Blackwell Scient. Publ., Oxford: 308 p. = IBP-Handbook No. 7

Gossow, H. 1975: Tragfähigkeitskriterien und Schalenwildregulierung. — Forstarchiv **46:** 254—258

— — 1976: Wildökologie. Begriffe, Methoden, Ergebnisse, Konsequenzen. — Bayer. Landw. Verlag, München: pp. 316

GRODZINSKI, W. 1975 a: The role of large herbivore mammals in functionning of forest ecosystems — a general model. — Polish Ecological Studies **1**: 5—15

— — 1975 b: Energy flow through a Vertebrate Population. — In: Grodzinski, Klekowski, Duncan (ed.): Methods for Ecological Bioenergetics. — IBP-Handbook No 24, Blackwell Sci. Publ. Oxford: 65—96

GROPPEL, B. 1969: Vergleichende Untersuchungen über den Mangan-, Zink- und Cadmiumstoffwechsel kleiner Wiederkäuer bei unterschiedlicher Versorgung mit diesen Elementen. — Diss. Jena

VAN HAAFTEN, J. L. 1968: Das Rehwild in verschiedenen Standorten der Niederlande und Sloweniens. — ITBON-Mittlg. Nr. 76, Arnheim, NL: 79

HAAGENRUD, H., G. MARKGREN 1973: The timing of estrus in Moose (Alces alces L.) in a district in Norway. — XI.th Int. Congr. Game Biol. Stockholm: 71—78

HABER, W. 1971: Landschaftspflege durch differenzierte Bodennutzung. — Bayer. Landw. Jahrb. **48**: Sonderheft 1, 19—35

— — 1975: Forderungen der Ökologie bei der Neuordnung des ländlichen Raumes. — Z. f. Kulturtechnik z. Flurbereinigung, **16**: 321—328

HART, J. S., O. HEROUX, W. H. COTTLE, C. A. MILLS 1961: The influence of climate on metabolism and thermal response of infant caribou. — Can. J. Zool. **39**: 845—856

HEIDEMANN, G. 1971: Beitrag zur Biologie des Damhirsches *(Cervus dama,* L. 1758). — Diss. Math.-Nat. Kiel

— — 1973: Zur Biologie des Damwildes *(Cervus dama,* L. 1758). — Mammalia depicta, Bd. 9, Hrsg. W. HERRE und M. RÖHRS; Parey, Hamburg: pp. 95

HELL, P. 1974: Der Stand des Luchses in der Tschechoslowakei. — Die Pirsch — Der Deutsche Jäger, München, **26**, 8: 372—375

HENDRICHS, H. 1965: Vergleichende Untersuchungen des Wiederkauverhaltens. — Biol. Zentralblatt **84**: 6

HENNIG, H. 1962: Über das Revierverhalten der Rehböcke. — Z. Jagdwiss. **8**: 61—81

— — 1975: Die Abschußplanung beim Schalenwild im Lichte der Waldhygiene. Waldhygiene **11**: 74—82

HENNIG, A., A. ANKE 1966: Der Mineralstoffwechsel. In: A. Hock: Vergleichende Ernährungslehre des Menschen und seiner Haustiere. — VEB G. Fischer, Jena

HERLITZIUS, R. 1977: Untersuchungen zum Streuabbau in Kalk- und Sauerhumusbuchenwäldern. — Verhandl. Ges. Ökologie, Göttingen 1976: 161—172

HERRE, W., M. RÖHRS 1973: Haustiere — zoologisch gesehen. — G. Fischer, Stuttgart, pp. 240

HOFMANN, R. R. 1966: Zur Topographie und Morphologie des Wiederkäuermagens im Hinblick auf seine Funktion, nach vergleichenden Untersuchungen an Material ostafrikanischer Wildarten. — Habilschr. med. vet. Gießen: pp. 180

— — 1973: The Ruminant Stomach. — East African Monographs in Biol., Vol. 2

— — , G. GEIGER 1974: Zur topographischen und funktionellen Anatomie der Viscera abdomnis des Rehes *(Capreolus capreolus* L.). — Anat. Histol. Embryol. **3**: 63—84

HOLST, D. VON 1969: Sozialer Streß bei Tupaias *(Tupaia belangeri).* Die Aktivierung des sympathischen Nervensystems und ihre Beziehung zu hormonal ausgelösten ethologischen und physiologischen Veränderungen. — Z. vgl. Physiologie **63**: 1—58

— — 1973: Sozialverhalten und sozialer Streß bei Tupaias. — Umschau **1**: 8—12

— — 1975: Sozialer Streß bei Tier und Mensch. — Rhein. Westf. Akad. Wiss., Vorträge N 253; pp. 36 (mit Diskussion)

HOLTHE, V. 1973: Forskjeller kalvingstidspunkt i enkelte Sørnorske villreinpopulasjoner. — Zit. nach Haagenrud und Markgren 1974

HORNOCKER, M. G. 1969: Winter territoriality in mountain lions. — J. Wildl. Manage. **33**: 457—464

— — 1970: An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area. — Wildl. Monogr. **21**: pp. 39

HORWOOD, M. T., E. H. MASTERS 1970: Sika deer. — The British Deer Society. Zit. nach Staines 1974

— — 1971: Sika deer research. Second progress report. — The Nature Conservancy, London. Zit. nach Staines 1974

HOSKINSON, R. L., L. D. MECH 1976: White-tailed deer migration and its role in wolf predation. — J. Wildl. Managem **40**, 3: 429—441

JACKSON, J. E. 1974: Feeding habits of deer. — Mammal Rev. **4**: 93—101

JAHN-DEESBACH, W. 1968: Wildäsungsflächen. In: Buchwald und Engelhardt: Handbuch für Landschaftspflege und Naturschutz. Bd. II: Pflege der freien Landschaft, — BLV München: 447—490

JENKINS, D., A. WATSON, G. R. MILLER 1963: Population studies on red grouse, *Lagopus lagopus scoticus,* in north-east Scotland. — J. Animals Ecol. **32**, 317—376

JENNRICH, R. I., F. B. TURNER 1969: Measurement of non-circular-home range. J. Theor. Biol. **22**: 227—237

JESSEN, H. 1958: Jagdgeschichte Schleswig-Holsteins. — Herausg. Landesjagdverband Schl.-Holst.; Rendsburg

JUON, P. 1963: Über neuere Erkenntnisse zur Frage der Rehwildernährung. — Schweiz. Z. f. Forstwesen **114**: 98—117

KALCHREUTER, H. 1975: Rehwildmarkierung in Baden-Württemberg. In: Der Jäger in Baden-Württemberg **20**: 6

— — 1977: Die Sache mit der Jagd. — BLV, München: pp. 255

KAMALJAN, V. S. 1962: The effect of parental age on the sex ratio of offspring. — Zh. obshch. Biol. **23**: 455

KARL, J., T. SCHAUER 1975: Naturschutzgebiet Ammergebirge. Eine Bilanz. — Jahrb. Verein z. Schutze d. Alpenpflanzen und -tiere, München 1975: 1—19

KIELANOWSKI, J. 1965: Estimates of the energy cost of protein deposition in growing animals. — In: Blaxter, K. L. ed: Energy Metabolism. Acad. Press. London: pp. 13—20

KING, J. R. 1961: The bioenergetics of vernal premigratory fat deposition in the white crowned sparrow. — Condor **63**: 128—142

KIRCHGESSNER, M. 1970: Tierernährung. — DLG-Verlag, Frankfurt

KLEIBER, M. 1967: Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. — Parey Hamburg, Berlin

KLEIN, D. R. 1964: Range-related differences in growth of deer, reflected in skeletal ratios. — J. Mammal **45**: 226—235

— — 1970: Food selection by North American deer and their response to over-utilisation of preferred plant species. In: Animal populations in relation to their food resources. British Ecol. Soc. Symp. Nr. **10**. Ed: A. Watson. — Blackwell Sc. Publ. Oxford, Edinburgh

— — , STRANDGAARD, H. 1972: Factors affecting growth and body size of roe deer. — J. Wildl. Manage. **36**: 64—79

KLÖTZLI, F. 1965: Qualität und Quantität der Rehäsung. — Veröff. Geobot. Inst. ETH, Zürich, **38**

KOEPPL, J. W., N. A. SLADE, R. S. HOFFMANN 1973: A bivariate homerange model and its application to ethological data. — Abstract 53rd Meeting Americ. Soc. Mammal. Asilomar, California, 13.—18. 6. 1973

KOLLER, O. 1961: Untersuchungen über den Panseninhalt des Rehwildes zum Verbiß und Schälproblem. — St. Hubertus **12**: 189—191; (Fortsetzung) St. Hubertus 1962, **1**: 12—16

König, E. 1976: Wildschadenprobleme bei der Waldverjüngung. — Schweiz. Z. f. Forstwesen **127**: 40—57

Krajnc, A. 1964: Biometrische Untersuchungen an Bullenspermien und deren Beziehung zur Fruchtbarkeit. — Vet. med. Diss. Hannover

Krämer, A. 1967: Bestandsschätzungen bei Gemsen mit Hilfe des Lincoln-Index. — VII.th Congr. IUGB, Helsinki: 294—296

Kraus, W. 1975: Beobachtungen über das Setzen und die Entwicklung des Aktionsraumes bei Rehen. — Diplomarbeit, Inst. f. Wildforschung und Jagdkunde, München

Kröning, F., F. Vorreyer 1957: Untersuchungen über Vermehrungsraten und Körpergewichte beim weiblichen Rotwild. — Z. Jagdwiss. **3**: 145—153

Kurt, F. 1968 a: Das Sozialverhalten des Rehes. — Mammalia depicta. Parey, Hamburg

— — 1968 b: Zusammenhänge zwischen Verhalten und Fortpflanzungsleistung beim Reh (*Capreolus capreolus*, L.). — Z. Jagdwiss. **14**: 97—106

— — 1970: Rehwild. — BLV, München

Lack, D. 1966: Populations of birds. — Oxford, pp. 314

Lawrence, R. S. 1951: The sex ratio, fertility and ancestral longevity. — Quart. Rev. Biol. **16**: 35—79

Le Resche, R. E., J. L. Davis 1973: Importance of nonbrowse foods to moose of the Kenai Peninsula, Alaska. — J. Wildl. Manege. **37**: 279—287

Leuthold, W. 1965: Variations in territorial behaviour of Uganda Kob *(Adenota kob thomasi* Neumann 1896). — Diss. Phil. II, Zürich

— — 1970: Observations on the social organisations of Impala *(Aepyceros melampus).* — Z. Tierpsychol. **27**: 693—721

— — 1971: Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen *(Lithocranius walleri)* im Tsavo-Nationalpark, Kenia. — Z. Säugetierkde. **36**: 19—37

— — W., B. M. Leuthold 1975: Temporal patterns of reproduction in ungulates of Tsavo East National Park Kenya. — E. Afr. Wildl. J. **13**: 159—169

— — 1977: African Ungulates. A Comparative Review of Their Ethology and Behavioural Ecology. — Springer: Berlin, Heidelberg, New York: pp. 307

Leyhausen, P. 1971: Dominance and territoriality as complemented in mammalian social structure. — In: Behaviour and Environment. Ed: A. H. Esser, Plenum Press, New York

Lieth, H. 1962: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. — Fischer, Stuttgart

Lincoln, F. C. 1930: Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. — US Dept. Agr. Circ. **118**: pp. 4

Lindahl, P. E. 1960: Experimental influence upon the distribution of the sexes in mammals by separation of male and female determining spermatozoa. — Z. Tierzüchtg., Züchtungsbiol. **74**: 181—197

Lindner, K. 1977: Vortrag, Wildbiol. Seminar, Göttingen, 1. 2. 1977

— — 1977: Nur ein Schalenwildproblem? — Gedanken zum Selbstverständnis der Jäger. — „Wald und Wild", Heft 27 Dtsch. Rat f. Landespflege, Bonn: 443—446

Lowe, U. P. W. 1969: Population dynamics of the red deer *(Cervus elaphus* L.) on Rhum. — J. Animal Ecol. **38**: 425

Ludwig, W., C Boost 1942: Über das Geschlechterverhältnis beim Menschen. — Biologia generalis, Wien **16**: 893—913

McArthur, R. H. 1972: Geographical Ecology — Patterns in the Distribution of Species. — Harper a. Row Publ. New York, Evanston, San Francisco, London

Massl, J. M. 1973: Die mutterlose Aufzucht von Rehkitzen (*Capreolus capreolus* L.) und ihre Problematik. — Zulassungsarbeit, Zool. Inst. München

Mayer, H. 1973: Möglichkeiten und Grenzen der Schalenwildhege im Gebirgswald. — Wald und Wild; Beiheft z. Zeitschr. d. Schweiz. Forstvereins **52**: 90—118

— — 1975: Der Einfluß des Schalenwildes auf die Verjüngung und Erhaltung von Naturwaldreservaten. — Forstwiss. Centralbl. **94**: 209—224

McEwan, E. H., P. E. Whitehead 1970: Seasonal changes in the energy and nitrogen intake in reindeer and caribou. — Can. J. Zool. 48: 905—913

McNab, B. E. 1963: Bioenergetics and the determination of homerange size. — Am. Naturalist **97**: 133—140

Mech, D. L. 1970: The Wolf. The Biology and Behaviour of an Endangered Species. — New York: pp. 384

Mech, L. D. 1975: Disproportionate sex ratios of Wolf pups. — J. Wildl. Manage. **39**: 737—740

Meunier, K. 1975: Ernährungsbedingte Größen- und Proportionsänderungen beim Reh statistisch betrachtet. Die Rassenfrage. — Das Abhängigkeitssystem der Geweihstärke beim Rehbock. In: A. und J. von Bayern. Über Rehe in einem steirischen Gebirgsrevier. — J. Bauer, Hamburg: 118—128

— — 1977: Rehwild. — In: „Wild und Jagd", Ed.: R. v. Thun-Hohenstein. — Verlag Hoffmann u. Campe: 94—98

Miller, F. L. 1970: Distribution patterns of black-tailed deer *(Odocoileus hemionus columbianus)* in relation to environment. — J. Mammal **51**: 248—260

— — 1974: Four types of territoriality observed in a herd of Black-tailed Deer. In: The Behaviour of ungulates and its relation to management. Ed: V. Geist, F. Walther. — IUCN Publ. new series **24**: 644—660

Milner, C., R. E. Hughes 1968: Methods for the measurement of the primary production of grassland. — IBP-Handbook No. 6, Oxford: Blackwell

Mitchell, B., D. Brown 1973: The effects of age and body size on fertility in female Red deer *(Cervus elaphus* L.). — XI. th Int. Congr. Game Biol. Stockholm, 3.—7. 9. 1973, Nat. Swed. Environm. Prot.: 89—98

Moen, A. N. 1973: Wildlife Ecology. — W. H. Freeman Co. San Francisco, pp. 458

Mottl, S. 1957a: Die jagdwirtschaftlich erforderliche Mindestgröße von Rehwildrevieren im Wald. — Z. Jagdwiss. **3**: 64—69

— — 1957 b: Die Ernährung des Rehwildes. — Biologia, Bratislava, **12**: 29—43

Müller, F. 1974: Territorialverhalten und Siedlungsstruktur einer mitteleuropäischen Population des Auerhuhns, *Tetrao urogallus major* C. L. Brehm. — Diss., Marburg/Lahn: pp. 307

Müller, K. 1972: Zur Ökologie der Liegezonen und Aufzuchtzonen des Rehwildes. Anhang: Rehkitzmarkierungen 1971. — Dipl.-Arb. ETH-Zürich

Müller-Using, D. 1958: Die Entwicklung der Großtierbestände in den Kulturlandschaften Mitteleuropas im Verlauf der letzten 100 Jahre. — Z. Jagdwiss. **4**: 219—227

Naaktgeboren, C., Bontekoe, E. H. M. 1974: The uterus, a mirror of the soul. — The Family, 4th Int. Congr. Psychosom. Ostetrics and Gynecology, Tel Aviv. Ed.: H. Hirsch. — Publ. S. Karger, Basel 1975: 511—519

— — , Slijper, E. J. 1970: Biologie der Geburt. Einführung in die vergleichende Geburtskunde. — Parey, Berlin

Newbould, P. J. 1970: Methods for estimating the primary production of forests. — IBP Handbook No. 2, Oxford: Blackwell

Nievergelt, B. 1966: Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum *(Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. — Mammalia depicta (Ed: W. Herre, M. Röhrs). Parey, Hamburg; pp. 85

Niewold, F. J. J. 1973: Irregular movements of the red fox *(Vulpes vulpes)*, determined by radiotracking. — XI. the Int. Congr. Game Biol. Stockholm, 3.—7. 9. 1973, Nat. Swed. Environm. Prot.: 331—338

Novakova, E., Hanzl, R. 1969: Beitrag zur Kenntnis der Rolle des Luchses in den Waldgesellschaften. — Schweiz. Jagdzeitg. **8/9**

Nüsslein, F., 1974: Jagdkunde. — BLV, München

Oloff, H.-B. 1955: „Schwarzwild". In: Hege und Jagd in aller Welt. — Düsseldorf, 167 ff

ONDERSCHEKA, K. 1975 a: Wildtierernährung und Wildtierökologie aus der Sicht der Veterinärmedizin. — Allg. Forstzeit. Wien **86**: 5

— — 1975 b: Ernährungsprobleme beim Gamswild. — 1. Int. Gamswild-Treffen, Oberammergau 17./18. Okt. 1974: 34—52

— — , J. JORDAN, 1975: Einfluß der Jahreszeit, des Biotops und der Äsungskonkurrenz auf die botanische Zusammensetzung des Panseninhalts beim Gams-, Reh-, Muffel- und Rotwild. — 1. Int. Gamswild-Treffen, Oberammergau, 17./18. Okt. 1974: 53—80

OZOGA, J. L., L. J. VERME 1975: Activity patterns of white-tailed deer during estrus. — J. Wildl. Manage. **39**: 679—683

PADAIGA, Vytantas 1975: Ökologie und Prinzipien der wirtschaftlichen Nutzung des Rehwildes *(Capreolus capreolus)* in den Wäldern des südlichen Teils der baltischen Sowjetrepubliken. — Beiträge zur Jagd- und Wildforschg. IX, 1975: 276—287

PALLAUF, J., M. KIRCHGESSNER 1972: Zur Fütterung von Zuchtsauen um die Zeit des Deckens. — Tierzüchter **23**: 424—429

PASSARGE, H. 1971: Ergebnisse einer gebietsweise differenzierten Jährlingsabschußanalyse. — Tag. Ber. DAL Berlin, **113**: 257—269

— — 1972: Über die Bedeutung der Altricken für die Rehwildpopulation. — Beitr. Forstwiss. DDR. **6**: 20—25

— — 1972: Relative Kitzgewichte und ihre jagdliche Bedeutung. — Beitr. Forstwiss. DDR **6**: 47—51

PIMLOTT, D. H. 1969: Predation and Productivity of Game Populations in North America. — Transact. IX$^{th}$ Int. Congr. Game Biol. Moscow, Sept. 1969: 63—72

PLOCHMANN, R. 1977: Jagdgesetzgebung und Waldpflege. — „Wald und Wild", Heft **27**, (Dtsch. Rat f. Landespflege), Bonn: 467—470

PRELL, H. 1938: Die Tragzeit des Rehes. Ein historischer Rückblick. — Züchtungskde. **13**: 325—345

PREOBRAZHENSKII, B. V. 1961: Management and breeding of reindeer. — In: Reindeer husbandry — Springfield, Va.; US Dept. of Commerce. Zit. nach Geist 1971

PRIOR, R. 1968: The Roe deer of Cranborne Chase. An ecological Survey. — Oxford Univ. Press: pp. 222

RAESFELD, F. v., G. v. LETTOW-VORBECK, W. RIECK 1970: Das Rehwild. — Parey, Hamburg

REICHSTEIN, H. 1960: Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus *(Microtus arvalis* Pall.). — Z. Säugetierkunde **25**: 150—169

REIMERS, E. 1968: Vekstforskjeller hos rein *(Rangifer tarandus* L.) i to sørnorske fjellområder. — Thesis, Univ. Oslo

— — 1972: Growth in domestic and wild reindeer in Norway. — J. Wildl. Manage. **36**: 612—619

REMMERT, H. 1973: Über die Bedeutung warmblütiger Pflanzenfresser für den Energiefluß in terrestrischen Ökosystemen. — J. Ornithol. **114**: 227—249

— — 1973: Über die Bedeutung der Nahrung für Wachstum und Entwicklung von Tieren. — Ges. f. Ökologie, Saarbrücken 1973, W. Junk Publ. Den Haag: 55—64

RIECK 1955: Die Setzzeit bei Reh-, Rot- und Damwild in Mitteleuropa. — Z. Jagdwiss. **2**

ROBIN, K. 1975: Räumliche Verschiebungen von markierten Rehen *(Capreolus capreolus* L.) in einem voralpinen Gebiet der Ostschweiz. — Z. Jagdwiss. **21**: 145—163

ROHDE, W., T. PORSTMANN, G. DÖRNER 1973: Migration of y-bearing human spermatozoa in cervical mucus. — J. Reprod. Fert. **33**: 167—169

RONGSTAD, O. J., J. R. TESTER 1969: Movements and habitat use of White-tailed deer in Minnesota. — J. Wildl. Manage. **35**: 366—379

RUNGE, M. 1973: Der biologische Energieumsatz in Landökosystemen unter Einfluß des Menschen. In: Ökosystemforschung. Ed: Heinz Ellenberg. — Springer, Heidelberg: 123—142

SADLEIR, R. M. F. S. 1969: The ecology of reproduction in wild and domestic mammals. — London: pp. 321

SÄGESSER, H., F. KURT 1966: Über die Setzzeit 1965 beim Reh *(Capreolus c.* L.). — Mittlg. Naturforsch. Ges. Bern, Neue Folge, **23:** 21—38

SAKURAI, T. 1906: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes. — Normentafeln Entw. gesch. Wirbeltiere **6:** 1—100

SALZMANN, H. C. 1977: Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Gemsen im Schweizerischen Jura. — Z. Säugetierkunde **42:** 180—188

SATTLER, W. 1966: Über die Zuwachsverhältnisse beim Rehwild. — Die Pirsch **18:** 97—100

SCHÄFER, E. 1974: Hegen und Ansprechen von Rehwild. — BLV-München: pp. 189

SCHAICH, K. 1976: Nachweis der Zeugungsfähigkeit eines Kitzbockes. — Wild u. Hund, **76,** 9: 402

SCHAUER, T. 1975: Zum Problem der Schalenwilddichte und der Äsungskapazität. — Interpraevent 1975: 473—481

SCHENKEL, R. 1966: Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. — Z. Tierpsychol. **23:** 593—626

SCHILLING, E. 1952: Studien zur Kausalität vorgeburtlicher Sterblichkeit. — Z. Tierzüchtg. und Züchtungsbiol. **60:** 263—281

— — 1953: Die nervöse und hormonale Beeinflussung funktionellen Geschehens an den inneren Genitalorganen weiblicher Schafe. — Z. Tierzüchtg. und Züchtungsbiol. **61:** 159—198

— — 1962: Untersuchungen über den Bau und die Arbeitsweise des Eileiters von Schaf und Rind. — Zentralbl. f. Veterinärmed. **9:** 805—853

— — 1966: Zur Frage der willkürlichen Beeinflussung des Geschlechts bei Säugetieren. — Zuchthyg. **1:** 5—14

— — 1967: Die willkürliche Steuerung von Fortpflanzungsvorgängen bei Haustieren. — Forschungen und Fortschritte, Nachrichtenbl. d. deutsch. Wiss. und Technik, Berlin, Akademieverl. **41:** 225—230

— — , I. JAZBEL, P. SCHMID 1967: Größe und Geschwindigkeit der Samenzellen von Rind und Schaf und deren mögliche Beziehung zum Geschlecht. — Z. Tierzüchtg. und Züchtungsbiol. **83:** 331—339

SCHILLING, E., P. SCHMID 1967: Unterschiedliche Geschwindigkeiten leichter und schwerer Spermien im Ejakulat. — Die Naturwiss. **54:** 291—292

— — , J. ZUST 1968: Diagnosis of oestrus and ovulation in cows by pH-measurements intra vaginam and by apparent viscosity of vaginal mucus. — J. Reprod. Fert. **15:** 307—311

SCHMID, E. 1961: Wildschaden als Krankheitsgeschen. — Schweiz. Z. f. Forstwes.: 481—491

— — 1962: Die Problematik der Wilddichte. — Schweiz. Z. f. Forstwes.: 643—659

SCHMIDT, P. 1965: Das Jahr des Rehes. — Basel: pp. 190

SCHMIDT, W. 1978: Einfluß einer Rehpopulation auf die Waldvegetation — Ergebnisse von Dauerflächenversuchen im Rehgatter Stammham 1972—1976. — Phytocoenosis, Warschau (im Druck)

SCHOENER, T. W. 1971: Theory of feeding strategies. — Ann. Rev. Ecol. System **2:** 369—404

SCHRÖDER, W. 1971: Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes in einem Vorkommen der Alpen. — Z. Jagdwiss. **17:** 113—168, 177—235

— — 1973: Über einige Fragen der Ökologie der Cerviden im Walde. In: Forstwiss. Centralbl. **93:** 121—127

— — 1977: Rehwild und Rotwild in der Bundesrepublik Deutschland. — „Wald und Wild“, Heft 27, (Dtsch. Rat f. Landespflege), Bonn: 447—451

SCHULZ, E., H. J. OSLAGE, R. DAENICKE 1974: Untersuchungen über die Zusammensetzung der Körpersubstanz sowie den Stoff- und Energieansatz bei wachsenden Mastbullen. — Fortschr. Tierphys. und Tierernähr. 4

SCHWERDTFEGER, F. 1968: Ökologie der Tiere. Demökologie. — Parey, Hamburg: pp. 390

— — 1975: Ökologie der Tiere. Bd. III: Synökologie. — Parey, Hamburg

SELYE, H. 1937: Studies on adaption. — Endocrinol. **21:** 169—188

SHORT, R. V., M. F. HAY 1966: Delayed implantation of the roe deer *(Capreolus capreolus).* — Comp. Biol. Reprod. Mammals, Symp. Zool. London **15:** 173—194

— —, T. MANN 1966: The sexual cycle of a seasonally breeding animal, the roe buck *(Capreolus capreolus).* — J. Reprod. Fert. **12:** 337—351

SILVER, H., N. F. COLOVOS, J. B. HOLTER, H. H. HAYES 1969: Fasting metabolism of White-tailed deer. — J. Wildl. Manage. **33:** 490—498

SIUDA, A., W. ZUROWSKI, H. SIUDA 1969: The food of the roe deer. — Acta theriol. **14:** 247—262

SNIDER, C. C., J. M. ASPLUND 1974: In vitro digestibility of deer foods from the Missouri Ozarks. — J. Wildl. Manage. **38:** 20—31

VAN SOEST, P. J. 1965: Voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. — J. Anim. Sci. **24:** 834—843

SPEIDEL, G. 1975: Grundlagen und Methoden zur Bestimmung der wirtschaftlich tragbaren Wilddichte beim Schalenwild. — Forstarchiv **46:** 221—228

SPERBER, G. 1975: Einfluß der Altersstruktur und Mischungsform von Wäldern auf Bestand und Bejagbarkeit des Rehwildes. — Allg. Forstzeitschr. München, **30:** 1119—1122

SPERLICH, D. 1973: Populationsgenetik. — G. Fischer, Stuttgart: pp. 197

SPINAGE, C. A. 1969: Territoriality and social organisation of the Uganda Defassa Waterbuck *(Kobus defassa* ugandae). — J. Zool. London **159:** 329—361

— — 1970: Population dynamics of the Uganda defassa Waterbuck *(Kobus defassa* ugandae Neumann) in the Queen Elizabeth Park, Uganda. — J. Animal Ecology **39:** 51—78

STAGL, W. G., H. MARGL 1978: Rehwildstandserhebungen in einem Mittelwaldbetrieb im Weinviertel. — Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt (Österreich). — (Im Druck)

STAINES, B. W. 1971: Red deer dispersion studies. — In: Range Ecology Research. First Progress Report (The Nature Conservancy, Edinburgh): pp. 57—62

STEIN, Z., SUSSER, M., SAENGER, G., MAROLLA, F. 1975: Famine and Human Development. The Dutch Hunger Winter 1944—1945. — Oxford Medicial Publ.,Oxford Univ. Press: pp. 284

STERN, K., TIGERSTEDT, P. MpA. 1974: Ökologische Genetik. — Stuttgart: pp. 211

STIEVE, H. 1950: Anatomisch-biologische Untersuchung über die Fortpflanzungstätigkeit des europäischen Rehes (*Capreolus c. c.* L.). — Z. mikr.-anat. Forschg. **55:** 427—530

STRANDGAARD, H. 1966: Hvor mange dyr kan et omrade baere? — Dansk Natur, Danske Skole, Arsskrift 1965: 21—42

— — 1967: Reliability of the Peterson method, tested on a roe deer population. — J. Wildl. Manage. **31:** 643—651

— — 1972 a: An investigation of corpora lutea, embryonic development, and time of birth of roe deer, *Capreolus capreolus,* in Denmark. — Danish Rev. Game Biol. **6:** 1—22

— — 1972 b: The roe deer *(Capreolus capreolus)* population at Kalø and the factors regulating its size. — Danish Rev. Game Biol. **7:** 1—205

— — 1975: Rehbestand und Regulation der Rehdichte auf Kalö (Ost-Jütland). — Allg. Forstzeitschr. München, **30:** 1129—1131

STROBL, R. 1977: Untersuchungen an einer Population von Hochgebirgsrehen im Oberen Pustertal, Südtirol. — Diplomarbeit, Fachber. Forstwiss. München

STUBBE, C. 1963: Schalenwildverluste im Winter 1962/63. — Z. Jagdwiss. 9: 121—124

SVIGELJ, L. 1967: The Influence of the Bear and the Wolf on the Intensive Management of Hoofed Game.-Transact VIIIth Int. Congr. Game Biol, Beograd/Ljubljana

SWIFT, R. W. 1948: Deer select most nutritious forages. — J. Wildl. Manage. **12**: 109—110

SZEDERJEI, A., M. SZEDERJEI 1972: Das Geheimnis des Weltrekords. Das Reh. — Terra, Budapest, 1971

TAST, J., O. KALELA 1971: Comparisons between rodent cycles and plant production in Finish Lappland. — Ann. Acad. Scient. Fenn. Ser. a IV, **186**: 14

THOMSON, B. R. 1966: Roe deer browsing and preying assessment at Glentress Forest. — B. Sc. thesis, Univ. of Edinburgh

TISCHLER, W. 1976: Einführung in die Ökologie. — Fischer, Stuttgart, New York: pp. 307

UECKERMANN, E. (1963) 1969: Der Rehwild-Abschuß. — Parey, Hamburg: pp. 74

— — 1971: Die Fütterung des Schalenwildes. — Parey, Hamburg: pp. 89

— — 1976: Ist eine Rehwildbestandsermittlung möglich? — Wild und Hund **79**: 312—314

ULOTH, W. 1976: Das Muffelwild. — Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg-Lutherstadt

UNDERWOOD, E. J., F. L. SHIER 1942: Studies in sheep husbandry in Western Australia. II. The influence of feeding during late pregnancy on birth weight, growth, and quality of the lambs. — J. Dept. Agr. Western Australia **19**: 37

VALENTINCIC, S. 1960: Komparative Studie einiger Reproduktionserscheinungen beim Rotwild des Alpen- und Augebietes. — Trans. Congr. Int. Union Game Biol. **4**: 188—197

VERME, L. F. 1962: Mortality of white-tailed deer fawns in relation to nutrition. — Proc. 1st. Nath. Deer Disease Symp. 1962: 15—38

— — 1965: Reproduction studies on penned white-tailed deer. — J. Wildl. Managem. **29**: 74—79

— — 1969: Reproductive patterns of white-tailed deer related to nutritional plane. — J. Wildl. Manage. **33**: 881—887

VOGT, F., F. SCHMID 1950: Das Rehwild. — Österr. Jagd- und Fischerei-Verlag, Wien: pp. 111

VOSER-HUBER, M. L., B. NIEVERGELT 1975: Das Futterverhalten des Rehes in einem voralpinen Revier. — Z. Jagdwiss. **21**: 197—215

WANDELER, A. I. 1975: Die Fortpflanzungsleistung des Rehes *(Capreolus capreolus* L.) im Berner Mittelland. — Jahrb. Naturhist. Museum Bern **5**, 1972—1974: 245—301

WAGENKNECHT, E. 1971: Bewirtschaftung unserer Schalenwildbestände. — VEB Deutscher Landw. Verlag, Berlin

WALLACE, L. R. 1948: The growth of lambs before and after birth in relation to the level of nutrition. — J. Agr. Sci. **38**: 368

WEGGE, P. 1973: Reproductive rates of Red deer *(Cervus elaphus atlanticus* L.) in Norway. — XI. th Int. Congr. Game Biol. Stockholm: 79—88

WEINER, J. 1975: Model of the energy budget of an adult Roe deer. — Polish Ecological Studies **1**: 103—1119

WETZEL, R., W. RIECK 1972: Krankheiten des Wildes. — Parey, Hamburg: pp. 256

WIESNER, E. 1972: Fütterung und Fruchtbarkeit. — Fischer, Jena: pp. 104

WILSON, E. O. 1975: Sociobiology, the new synthesis. — Harvard Univ. Press; Belknap, Cambridge: pp. 697

WOOD, A. J., J. McT. COWAN, H. C. NORDAN 1962: Periodicity of growth in ungulates as shown by deer of the genus *Odocoileus*. — Canad. J. Zool. **40**: 593—603

— — , COWAN, I. McT. 1968: Post natal growth. — In: IBP-Handbook No. 7: A practical guide to the study of the productivity of large herbivores. Ed.: GOLLEY, F. B., BUECHNER, H. K. — Blackwell Scient. Publ., Oxford: 106—113

Wotschikowski, U. 1977: Der Luchs. — Ver. z. Schutze d. Bergwelt, München. Jahrb. 42: 161—173

Zeeb, K. 1972: Eine neue Methode der Aktivitätserfassung beim Rind. — Tierärztliche Umschau: 222—227

Zimen, E. 1970: Vergleichende Verhaltensbeobachtungen an Wölfen und Königspudeln. — Diss. rer. nat., Kiel

— — 1974: Der Wolf. — Die Pirsch — Der Deutsche Jäger, München, 26, 8: 395—403

— — 1976: On the regulation of pack size in wolves. — Z. Tierpsychol., Hamburg, 40: 300—341

## H. Glossar

ältere Geiß = mindestens zum zweiten Mal trächtig. — Gegensatz zu „erstmals gebärende Geiß".

Äsung, äsen = Nahrung, fressen (bei pflanzenfressendem Wild).

aufgebrochen = erlegtes Stück Schalenwild, ohne Innereien; „mit" oder „ohne Haupt" (= Kopf); zur Standardisierung von Gewichtsangaben.

Beobachtbarkeit = Häufigkeit des Anblicks eines Durchschnittsvertreters der betrachteten Rehklasse pro Zeiteinheit unter standardisierten Beobachtungsbedingungen. — Im Rehgatter war die Zeiteinheit „zehn Stunden Pirschfahrt zur Hauptaktivitätszeit der Rehe in den Morgen- und Abendstunden". — Die Beobachtbarkeit wird in der vorliegenden Arbeit mehrfach angesprochen, aber nicht dargestellt (siehe dazu Ellenberg 1974 a, d, 1975, 1977 b).

Bestand = Anzahl Rehe auf einer definierten Bezugsfläche zu einer bestimmten Zeit. Eine Bestandserhebung durch Zählung ist in der Praxis nur mit sehr großem Aufwand und auch dann nur näherungsweise möglich (Strandgaard 1966, 1972).

Biotopkapazität = Tragfähigkeit des Lebensraums, in diesem Fall für Rehe. Sie läßt sich direkt nur sehr schwer bestimmen (vgl. C. 4.4), aber aus der Beurteilung von „Weisern" lassen sich mit der gebührenden Vorsicht Schlüsse ziehen auf die Auslastung der Biotopkapazität. Solche Weiser können z. B. Verbißbelastung und wildbiologische Qualitätskriterien an den Rehpopulationen (siehe C. 4.4.2) sein.

Biotopqualität = Eignung eines Biotops für die Besiedlung durch Rehwild: „günstige" oder „ungünstige" Biotopqualität — Versuch einer Charakterisierung der Biotopqualität siehe C. 5.2.

Blattzeit = Ende der Brunftzeit (C. 6.6.2.2).

Bock = männliches Reh. — Alters- und Sozialklassen: 1. Kitz, 2. Jährling, 3. Nicht territorialer Bock (2. + 3. = „Jungböcke"), 4. Quasi territorialer Bock (C. 4.2.4.1), 5. territorialer Bock, 6. Greis. — In dieser Reihe entsprechen soziale Klassen einer Altersentwicklung. Daneben gibt es: 7. Pazifisten (C. 4.2.3.1).

Brunftzeit = Paarungszeit der Rehe. — Normalerweise von etwa 15. Juli bis 15. August. Vereinzelt auch außerhalb dieser Zeit (C. 6.6.2).

Drohen = Der Kopf wird, meist aus der Imponierhaltung heraus, gesenkt, das Geweih vorgestreckt. Nicht selten werden Geweihstöße in die Luft ausgeführt. Die Ohren werden zurückgelegt, die Augen verdreht, so daß das Weiße der Augäpfel sichtbar wird. Der Unterkiefer wird heruntergezogen, der Mund geöffnet. Häufig wird der Atem hörbar keuchend ausgestoßen. Auch die Haare können wie beim Imponieren auffällig gesträubt werden. — Auch Weibchen können drohen.

Einstand = zentraler, regelmäßig genutzter Teil des Homerange bzw. Territoriums. Das Wort „Einstand" wird in dieser Arbeit möglichst vermieden.

Energieeinheit: 1 Kcal (Kilocalorie) = 4186 Joule (seit 1. 1. 78 verbindliche Energieeinheit).

Erstmals setzende Geiß = Weibchen, das zum erstenmal trächtig ist oder Kitze führt. Normalerweise erfolgt die erste Geburt im Alter von 24 Monaten. Weibchen in schlechter Konstitution bringen ihre ersten Kitze erst mit 36 Monaten zur Welt.

Exkursion = Vorkommen von Individuen außerhalb ihres normalen Homerange (C. 4.1).

Fallwild = aufgrund natürlicher Ursachen umgekommenes Wild (C. 6.3). — Manchmal wird unter F. auch alles nicht durch Jagd getötete Wild verstanden.

Familie = Gruppe blutsverwandter Rehe, einschließlich des Bockes (C. 4.2.4.3). — Vergleiche „Sippe".

Fegen = abreiben der Basthaut vom fertig verknöcherten Geweih. — Gradueller Übergang zum „Schlagen".

Fiepen = lautmalerisch. Kontakt-Lautäußerungen der Rehe, namentlich der Kitze und Geißen. Breite Intensitätsskala.

Führen = in einer Gruppe die Initiative ergreifen. Im „Sprung" führt üblicherweise die dominante Geiß.

Führende Geiß = Ausdruck für ein Weibchen, das Kitze hat, unabhängig davon, ob diese zum Beobachtungszeitpunkt mitlaufen oder sich an anderem Ort aufhalten. — „Führende Geißen" erkennt man im Mai und Juni üblicherweise an ihrem prallen Gesäuge, am Ende der Säugezeit häufig auch zusätzlich an eingefallenen Flanken.

Geiß = süddeutscher Ausdruck für ein weibliches Reh, spezieller für ein Weibchen, das mindestens zum erstenmal trächtig ist. — Alters- und soziale Klassen: 1. Kitz, 2. Schmalreh, 3. erstmals gebärende Geiß, 4. ältere Geiß, 5. Greisin.

Geweih, Gehörn = jährlich neu gebildete, normalerweise verzweigte Knochenbildung auf dem Stirnbein der Rehböcke. „Gehörn" ist der Ausdruck der Jägersprache. Da er Anlaß zu Verwechslungen mit dem Hauptschmuck der echten Hornträger (z. B. Rind, Ziege) gibt, wird er hier vermieden.

Greisin = sehr altes Weibchen, je nach populationsdynamischer Situation 6 bis über 10 Jahre alt, das keine Kitze mehr führt. Sie verliert dann ihre dominante Stellung im Sippenverband und wird in ungünstige Biotope abgedrängt.

Greis = sehr altes Männchen, 6 bis über 10 Jahre alt (s. o.), das nicht mehr voll territorial ist. Er markiert kaum noch, plätzt nur noch ausnahmsweise, duldet fremde Jungböcke neben sich, auch im Sommer, beteiligt sich aber noch an der Brunft (C. 4.2.4.1).

Haarwechsel = im Frühjahr fällt innerhalb von zwei bis sechs Wochen, je nach den individuellen Umständen, das graubraune Winterhaar aus und wird durch das „rote" Sommerhaar ersetzt (Mitte April bis Mitte Juni). Im Herbst vollzieht sich der äußerlich beobachtbare Übergang vom Sommer- zum Winterhaar je nach individueller Konstitution innerhalb von 4 bis ca. 15 Tagen (Anfang September bis Mitte Oktober).

Herbstbrunft = vgl. C. 6.6.2.2.

Hetzen = der unterlegene Bock flieht vor dem überlegenen und wird von diesem verfolgt. Bei klaren Rangunterschieden geschieht dies oft schon nach „Imponieren" und „Drohen". Manchmal „überfällt" der überlegene den z. B. ahnungslos äsenden unterlegenen Bock durch Heranpreschen aus oft über 40 m Distanz und verjagt ihn ohne einleitende Gebärden („verjagen"). — Auch Weibchen können hetzen.

Hexenring = spezielle Form sexuell motivierter Verfolgung der Geiß durch den Bock, meist mit raschen, kurzen Schritten und gelegentlichem Anhalten, oft mehrfach von Aufreiten und Beschlag unterbrochen. Häufig im Kreis von nur wenigen bis zu etwa 25 m. Dabei entstehen in weichem Boden auffällige Spuren, der eigentliche „Hexenring".

Homerange: Definition siehe zu Beginn des Kapitels C. 4.

Imponieren = betont aufrechte Haltung, stehend, oder mit übermäßigem Muskelaufwand schreitend, oft breitseits zum Gegner. Bei besonderer Erregung werden die Haare am gesamten Körper gesträubt.

Jahreszeiten (Frühjahr, Sommer, Herbst, Winter) = Begrenzung für die Abschnitte der Auswertung von Homeranges. Zeitspannen phänologisch definiert (C. 4.2.3.5).

Jährling = junger Bock, definitionsgemäß 12 Monate lang, vom 1. April des auf die Geburt folgenden Jahres an. — In der vorliegenden Arbeit oft auch von Fangaktion zu Fangaktion (Januar—Dezember).

Jungbock = gelegentlich wurden Jährlinge und nicht territoriale Böcke als Jungböcke zusammengefaßt.

Kämpfen = die Rangfolge zwischen zwei Individuen ist nicht eindeutig. Direkter Geweih- oder Stirnkontakt ist für die Definition von Kampf jedoch von untergeordneter Bedeutung. — Auch Weibchen kämpfen (z. B. regelmäßig, wenn in der Rehfarm zwei fremde Weibchen in einer dritten Box zusammengeführt wurden).

Kitz = Jungtier, männlich oder weiblich. Definitionsgemäß von der Geburt bis zum 31. März des auf die Geburt folgenden Jahres. — In der vorliegenden Arbeit oft nur bis zum Ende der Fangaktion im Januar.

Kitzaufzuchtgebiet = Homerange der Geiß in der Zeit von den letzten Tagen vor bis etwa sechs bis acht Wochen nach der Geburt (= Säugezeit). — Die „Sommer"-Homeranges sind meist etwas größer als die Kitzaufzuchtgebiete. Während der ersten vier Säugewochen kann sich das K. auf etwa ein Viertel des „Sommer"-Homerange beschränken.

Losung = Kot, Exkremente der Rehe.

Markieren = Territoriale Verhaltensweise der Böcke: Reiben von Stirn oder Wange, in deren Haut viele Duftdrüsen liegen, an Gegenständen, namentlich an Bäumchen, Ästen, usw.

Metabolisches Körpergewicht: erläutert am Ende des Kapitels C. 2.1.

Nicht territorialer Bock = älter als Jährling. Zeigt zumindest gelegentlich territoriale Verhaltensweisen. Wird aber von territorialen Böcken nicht geduldet und „unterdrückt". — Ohne Gatterzaun wären diese „nichtterritorialen Böcke" wohl fast alle ausgewandert.

Pazifist = Bock, älter als Jährling und ohne Verhalten, das seinen Anspruch auf ein Territorium andeuten würde. Im Rehgatter gab es einzelne Pazifisten mit einem Alter von mehr als fünf Jahren. — Sie sind außer am Verhalten äußerlich nicht von anderen Böcken zu unterscheiden. — In Anwesenheit territorialer Böcke haben Pazifisten in der Brunft keine Chance zur Fortpflanzung. Sie zeigen auch nur sehr verhaltenes Interesse für Geißen, im Gegensatz zu nicht-territorialen Böcken und vielen Jährlingen.

Plätzen = Territoriale Verhaltensweise der Böcke: Scharren mit den Vorderläufen am Boden. Dabei wird normalerweise die Bodenstreu abgetragen und oft meterweit nach hinten geworfen. — Geplätzt wird von beiden Geschlechtern in vergleichsweise sehr geringer Intensität auch vor dem Niederlegen. Dieses „Plätzen" bleibt hier unberücksichtigt.

Quasi territorialer Bock = junger, erstmals territorialer Bock, dessen territoriales Verhalten aber noch nicht voll ausgereift ist. Er verteidigt sein Territorium oft nicht sehr intensiv und ist auch noch nicht endgültig ortsgebunden (vgl. C. 4.2.4.1). — Auch Greise werden wieder „quasi territorial".

Relative Wilddichte = Wilddichte (z. B. in %), gemessen an der Dichte, die die Biotopkapazität langfristig maximal zulassen würde (= 100 %). — Die Relative Wilddichte läßt sich nicht direkt bestimmen, sondern nur über Weiser der Biotopbelastung, z. B. Verbißgrad und wildbiologische Kriterien, abschätzen.

Reproduzierender Bestand = gebärfähige Weibchen plus territoriale Böcke.

Ricke = norddeutscher Ausdruck für „weibliches Reh" — vgl. „Geiß".

Scheuchen = wenige Ausfallschritte in „drohender Haltung" in Richtung auf ein unterlegenes Tier, das daraufhin normalerweise sofort flüchtet. Gelegentlich auch bei Weibchen beobachtet. — Böcke „hetzen" meistens, indem sie dem flüchtigen Stück zumindest einige Schritte folgen.

Schlagen = Bearbeiten von meist kleinen, federnden Bäumchen, aber auch Stauden, manchmal Gras, Erde, mit dem blanken Geweih. — Offenbar oft als „Kampfersatz". — Entrindete oder nach dem Schlagen abgewelkte Bäumchen sind optisch sehr auffällig. Der durch Markieren beim Schlagen aufgetragene Geruch scheint aber für Rehe wichtiger zu sein (vgl. Fegen).

Schmalreh = junges Weibchen, analog Jährling. — Schmalrehe in guter und normaler Konstitution werden im Hochsommer befruchtet und gebären mit 24 Monaten ihre ersten Kitze. Schmalrehe in sehr schlechter Konstitution brunften im Sommer nicht, sondern „gehen ein Jahr über" und setzen ihre ersten Kitze erst mit 36 Monaten.

Schrecken = Ausstoßen bellender Laute. Die Stimmlage ist individuell sehr unterschiedlich. — Als „Markierungshandlung“ nur aufgeführt, wenn Überraschung durch oder Flucht vor dem Menschen als Anlaß für „Schrecken“ sicher ausgeschlossen werden dürfen. — Manchmal gab es „Schreck-Konzerte“ mit bis zu 5 Böcken im Umkreis von etwa 300 m. — Auch Weibchen schrecken. Es gab aber keinen Hinweis für ein Schrecken als Markierungshandlung bei Weibchen.

Setzen = gebären.

Sichern = gespannte Orientierung aller Fernsinnesorgane in Richtung auf eine Störquelle. Meist mit hoch erhobenem Haupt und gelegentlich minutenlang bewegungslos.

Sippe = Verband blutsverwandter Weibchen. Nur ausnahmsweise werden auch nichtverwandte Rehweibchen integriert (C. 4.2.4.5).

Soziale Klasse: siehe Einteilung bei „Bock“ und „Geiß“.

Soziales Verhalten: einige hier definierte Verhaltensweisen sind (alphabetisch): drohen, fegen, fiepen, führen, hetzen, kämpfen, markieren, plätzen, schlagen, schrecken, treiben, verjagen.

Sprung = Gruppe von Rehen (2 bis 8, im Wald selten mehr), namentlich im Herbst, Winter und Frühling. — Keine Aussage über Verwandtschaftsverhältnisse.

Streß (Dichte-Streß): im Sinne von v. HOLST 1969 (vgl. C. 3.1.1, 4.2.4.1, 4.2.4.3, 4.2.4.4, 4.3, u. a.).

Territorium: Definition zu Beginn des Kapitels C 4.

Treiben = sexuell motiviertes Verfolgen der brunftigen Geiß durch den Bock. Kette von wohl eingespielten Verhaltensweisen (vgl. 6.6.1.2).

Verhoffen = kurzes „Sichern“, einige Sekunden, als Unterbrechung einer laufenden Handlung (z. B. „ziehen“), spontan. — Störung dagegen führt zu „sichern“.

Verjagen = „hetzen“ als „Überfall“, ohne Vorwarnung durch Imponieren, Drohen, etc.

Wilddichte = Anzahl Rehe pro Flächeneinheit. Üblicherweise pro 100 ha. Wird durch „zählen“ ermittelt (vgl. „Beobachtbarkeit“, „Zählen“).

Wildfang = in freier Wildbahn aufgewachsenes und dort gefangenes Reh, das dann unter Versuchsbedingungen, namentlich in der Rehfarm beobachtet wurde.

Zählen = Grundlage der jagdlichen Planung in der Bundesrepublik Deutschland. — Nur bei individueller Unterscheidung der Einzeltiere wirklich objektivierbar, deshalb sehr aufwendig.

Ziehen = ruhige, ungestörte Fortbewegung im Schritt.

Zurücksetzen = auffällige Verminderung der Geweihqualität von einem Jahr aufs nächste.

| OhrNr. | Geburtstermin | Mutter | Gewichte ( kg lebend; Nov.-Dez.-Jan. ) 1971 | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | Sterbetermin bis Febr. 77 | Todesursache |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 352 | 1966 ? | | 26,5 | 27,3 | 26,4 | 25,9 | 25,1 | 25,3 | Frühjahr 77 | Abschuß |
| 1 | 1967 ? | | 27,0 | 27,4 | 27,5 | 26,6 | 25,9 | 25,5 | Frühjahr 77 | Abschuß |
| 5 | 1968 ? | | 25,0 | 24,8 | 26,6 | 27,2 | 26,9 | 25,6 | Frühjahr 77 | Abschuß |
| 157 | 1967 ? | | 28,0 | - | 25,2 | 26,4 | 26,5 | 25,5 | Frühjahr 77 | Abschuß |
| 20 | 1964 ? | | 26,5 | 26,1 | 27,9 | | | | April 74 | Alter |
| 380 | 1967 ? | | (21,6) | Juni | | | | | Juni 72 | Abschuß |
| 367 | 1969 | | 21,5 | 24,0 | 24,6 | 22,9 | 21,5 | 22,1 | Mai 77 | Abschuß |
| 124 | 1970 | | 23,5 | 24,9 | 25,2 | 24,9 | | | Sept.75 | Substanzverlust, Brunft |
| 133 | 1970 | | 24,0 | 26,0 | 26,1 | 26,7 | | | Aug./Sept.75 | verschollen |
| 116 | 1970 | | 21,5 | 25,3 | 27,3 | 25,4 | 22,9 | | Febr. 76 | Alter (völlig abgenutzte Zähne. Haare isolieren nicht mehr gegen Nässe am Bauch. Unterkühlung ?) |
| 123 | 1970 | | 21,0 | 25,8 | 25,9 | 24,7 | | | Okt/Nov. 75 | Durchfall |
| 115 | 1970 | | 23,5 | 23,5 | 24,0 | 23,4 | 26,5 | 25,5 | Sept. 77 ? | verschollen nach Brunft. Alter ? |
| 113 | 1970 | | 23,0 | 23,8 | 26,0 | 27,2 | 25,3 | | März 76 | Kiefervereiterung |
| 203 | 1970 | | 24 ? | 24,7 | 26,0 | 25,2 | (15,7) | | Okt. 75 | Substanzverlust nach Brunft. Durchfall |
| 120 | 1970 | | 28,0 | 28,4 | 29,2 | 29,1 | | | April 75 | (Durchfall ?) verschollen |
| 106 | 1970 | | 20,0 | | | | | | Juni 72 | Abschuß |
| 119 | 1970 | | 19,0 | | | | | | Aug. 72 | Abschuß |
| 309 | 1971 | ? | 15,5 | | | | | | Winter 71/72 | verschollen. Nachwirkung vom Fangen ? |
| 311 | 1971 | ? | 13,0 | | | | | | Juli 72 | verschollen |
| 312 | 1971 | 373 | 15,0 | 18,2 | 21,2 | - | 23,1 | - | Mai 77 | Abschuß |
| 313 | 1971 | 376 | 16,0 | 22,8 | 27,3 | 28,8 | 25,6 | - | März 77 | zur Fegezeit (Alter ?) |
| 304 | 1971 | ? | 14,5 | 18,4 | 25,9 | 28,4 | 26,9 | - | Mai 77 | Abschuß |
| 319 | 1971 | 373 | 15,5 | 20,5 | 26,0 | 26,0 | 27,6 | 25,5 | | |
| 314 | 1971 | ? | 12,5 | | | | | | Aug. 72 | (Unfall) Abschuß |
| 315 | 1971 | 376 | 15,5 | 22,3 | 23,1 | | | | Aug. 74 | verschollen. Geforkelt ? |
| 302 | 1971 | ? | 12,5 | | | | | | Winter 71/72 | Fallwild |
| 255 | 23.5.72 | 131 | | 12,7 | 22,1 | 24,4 | 20,3 | 25,7 | Mai 77 | Abschuß. - (krank, erholt sich) |
| - | 3.-8.6.72 | 20 | | 15 ? | - | - | | | Mai 75 | Abschuß |
| 253 | 8.-10.5.72 | 121 | | 14,7 | 21,6 | 25,1 | 25,0 | - | | |
| 202 | nach 15.5.72 | 376 | | 15,3 | 23,5 | 26,8 | 26,0 | 25,6 | Mai 77 | Abschuß |
| 214 | 23.5.72 | 104 | | 16,6 | 21,9 | 28,7 | 28,7 | 30,3 | | |
| 217 | nach 17.5.72 | 126 | | 13,3 | 18,3 | 18,4 | | | Dez. 74 | Unfall beim Fangen |
| 207 | 22.5.72 | 360 | | 14,0 | 20,8 | 24,0 | 23,8 | 22,3 | Febr. 77 | Durchfall |
| 219 | 1972 | 9 (67) | | 15,2 | 21,0 | | | | Dez. 73 | Unfall beim Fangen |
| 216 | nach 17.5.72 | 126 | | 13,8 | | | | | April 73 | Unfall (Fang durch Unbefugte) |
| 81 | 27.5.-6.6.73 | 375?218? | | | 12,7 | 21,9 | | | Nov. 75 | Durchfall |
| 85 | 1./2.6.73 | 126 | | | 14,2 | 21,0 | 22,2 | | Jan. 76 | Durchfall |
| 52 | 6./7.6.73 | 107 | | | 13,0 | 22,5 | | | Jan. 75 | Fallwild, Sammelkammer (Acidose ?) |
| 67 | 1.6.73 | - (67) | | | 16,0 | | | | Juli 74 | verschollen |
| 36 | 27.5.73 | 104 | | | 13,2 | 24,0 | 25 ? | 27,5 | Mai 77 | Durchfall |
| 80 | 5./6.6.73 | 20 | | | 14,5 | 21,6 | 26 ? | 27,4 | | |
| 57 | 4.-14.6.73 | 114 | | | 14,0 | 21,6 | 23,2 | | Mai 76 | Durchfall |
| - | 17.-20.5.73 | 325 | | | 14 ? | 22 ? | 24 ? | - | Mai 77 | Abschuß |
| 92 | 26.5.-8.6.74 | 107 | | | | 12,4 | | | Dez. 74 | Fallwild (Sammelkammer) |
| 83 | nach 27.5.74 | 206 | | | | 11.4 | | | Juli 75 | verschollen |
| 98 | nach 27.5.74 | 114 | | | | 14,5 | 24 ? | 26,5 | | |
| 89 | 17.5.-1.6.74 | 212 | | | | 16,5 | 24,7 | 28,0 | | |
| 100 | 10.-30.5.74 | 104 | | | | 16,5 | 25 ? | - | | |
| 94 | 1974 | 321 | | | | 16,1 | | | April 75 | Durchfall |
| 93 | nach 18.5.74 | - (67) | | | | 17,0 | 24,0 | | Okt. 75 | Unfall beim Fangen |
| 96 | 8.-27.5.74 | 126 | | | | 15,7 | 25,2 | | Juni 76 | Durchfall ? |
| 82 | nach 18.5.74 | 308 | | | | 12,5 | 19,6 | 24,0 | | |
| 87 | 18.5.-1.6.74 | 254 | | | | 9,2 | | | Juli 75 | verschollen |
| 71 | nach 17.5.74 | 211 | | | | 12,6 | | | Dez. 74 | Fallwild (Sammelkammer) |
| 76 | 18.-27.5.74 | 126 | | | | 14,0 | 21,1 | 24,2 | Mai 77 | Abschuß |
| - | nach 27.5.74 | 325 | | | | 14 ? | | | Mai 75 | Abschuß |
| 233 | nach 27.5.74 | 220 | | | | 13 ? | (19,0)Mai | - | | |
| 46 | vor 7.6.74 | 9 (67) | | | | Mai(19,4) | 23,6 | 26,8 | | |
| - | 1974 | 201 | | | | 12 ? | | | Juli 75 | verschollen |
| - | nach 27.5.74 | 325 | | | | 12 ? | | | Jan. 75 | Winterfallwild |
| 34 | 13.5.75 | 321 | | | | | 15,7 | - | Dez. 76 | Fallwild |
| 87 | 7.5.75 | 375 | | | | | 16,8 | 23,7 | | |
| 278 | 1975 | - (67) | | | | | 15,6 | 21,7 | | |
| 276 | vor 28.5.75 | 215 | | | | | 11,5 | | Nov. 75 | Winterfallwild (scharfe Frostnächte) |
| 272 | 1975 | 206 | | | | | 14,0 | 19,8 | Dez. 76 | Fuchs (Sammelkammer) |
| 262 | 30.5.75 | 104 | | | | | 18,2 | - | Okt. 76 | Durchfall |
| 296 | 12.5.75 | 254 | | | | | 19,8 | - | | |
| 293 | 24.5.75 | 212 | | | | | 17,1 | 23,6 | Sept. 77 | Durchfall |
| 39 | 5./6.6.75 | 308 | | | | | 15,6 | - | März 77 | Fallwild (Fegezeit) |
| 294 | 27.5.75 | 78 | | | | | 16,0 | 23,8 | | |
| 47 | 30.5.75 | 9 (67) | | | | | 14,8 | 23,6 | | |
| 279 | nach 13.5.75 | 218 | | | | | 16,5 | - | | |
| 295 | 6.5.75 | 325 | | | | | 16,7 | 25,1 | | |
| 288 | 1975 | 210 | | | | | 13,8 | 21,0 | | |
| 268 | 25.5.75 | 211 | | | | | 16,4 | 24,8 | | |
| - | 19.5.75 | - (72) | | | | | 14 ? | - | | |
| - | 30.5.75 | 9 (67) | | | | | 15 ? | 22 ? | | |
| - | 12.5.-8.6.75 | 220 | | | | | 17 ?+ | 24 ? | | |
| - | 24.5.75 | 213 | | | | | 13 ? | - | | |
| - | nach 13.5.75 | 211 | | | | | 12 ? | | Dez. 75 | Winterfallwild (scharfe Frostnächte) |
| - | 7.5.75 | 375 | | | | | 16 ? | | Dez. 75 | Durchfall |
| - | 27.5.75 | 310 | | | | | 12 ? | - | | |
| 247 | nach 21.5.76 | 55 | | | | | | 13,4 | | |
| 290 | 5.-10.5.76 | 375 | | | | | | 17,9 | | |
| 99 | nach 25.5.76 | 9 (67) | | | | | | 16,6 | | |
| 252 | nach 21.5.76 | 55 | | | | | | 9,2 | | verschollen. Winterfallwild ? |
| 243 | 12.-21.5.76 | - (67) | | | | | | 18,5 | | |
| 284 | 2.-5.5.76 | 215 | | | | | | 12,6 | Jan. 77 | Winterfallwild. Halsband gefunden |
| 276 | 18.-20.5.76 | 376 | | | | | | 17,5 | | Ohrmarke gefunden, lebt ! |
| 231 | nach 25,5,76 | 9 (67) | | | | | | 18,1 | | |
| 70 | 18.-20.5.76 | 376 | | | | | | 18,1 | | |
| 283 | 5.-29.5.76 | 206 | | | | | | 11,9 | | |
| 286 | 12.-21.5.76 | - (67) | | | | | | 16,7 | | |
| 54 | 2.-5.5.76 | 215 | | | | | | 15,6 | | |
| 237 | nach 30.5.76 | 212 | | | | | | 13,3 | | |
| 89 | nach 25.5.76 | 45 | | | | | | 20,1 | | |
| - | nach 25.5.76 | 45 | | | | | | 18 ? | | |
| - | nach 21.5.76 | 97 | | | | | | 15 ? | | |
| - | 8.-14.5.76 | 213 | | | | | | 14 ? | | |
| - | 5.-8.5.76 | 254 | | | | | | 19 ? | | |
| - | 17.-24.5.76 | - (72) | | | | | | 15 ? | | |
| 253 | 14.-17.5.76 | 220 | | | | | | 18 ? | | |
| - | 19./20.5.76 | 310 | | | | | | 14 ? | | |

| OhrNr. | Geburtstermin | Mutter | Gewichte ( kg lebend; Nov.-Dez.-Jan) 1971 | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | Sterbetermin bis Febr. 77 | Todesursache |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| - | 1967 ? | | 26,0 | 26,2 | 26,3 | 27,3 | 23,0 | | Okt. 76 | Alter |
| 373 | 1965 ? | | 27,0 | 26,0 | 24,5 | 24,8 | 27.0 | | Febr. 76 | Alter |
| 9 | 1967 ? | | 21,0 | 23,5 | 24,0 | 23,4 | 23,6 | - | Juni 77 ? | Alter |
| 375 | 1968 ? | | 25,0 | 25,1 | 26,1 | 26,8 | 25,3 | 24,4 | Sept. 77 ? | Alter |
| 376 | 1968 ? | | 21,0 | 21,7 | 20,6 | 21,3 | 20,5 | - | | |
| 360 | 1965 ? | | 24,0 | 22,2 | 23,5 | | | | Febr. 74 | Alter ?, Fallwild Sammelkammer |
| 353 | 1965 ? | | 22,5 | | | | | | April 72 | Alter ?, Durchfall |
| 20 | 1970 | Flasche | 25 ? | 26,3 | 28,4 | 28,8 | | | Sept. 75 | Unfall (Fang durch Unbefugte) |
| 114 | 1970 | | 20,0 | - | 18,8 | 21,5 | | | April 75 | Durchfall |
| 107 | 1970 | | 21,0 | 22,0 | 22,4 | 23,0 | | | März 75 | Durchfall |
| 126 | 1970 | | 22,5 | 20,5 | 21,3 | (14,9) | | | Dez. 74 | Durchfall |
| 104 | 1970 | 353 ? | 23,0 | 23,3 | 21,5 | 24,2 | 22,3 | - | Nov. 76 | Alter |
| 121 | 1970 | 373 ? | 22,0 | 22,3 | 22,8 | | | | März 74 | Winterfallwild ? |
| 131 | 1970 | 360 | 22,0 | 23,3 | | | | | Juni 73 | verschollen |
| - | 1970 | | 22,5 | | | | | | Febr. 72 | Abschuß |
| 310 | 1971 | 360 | 15,5 | 22,0 | 24,0 | 25,8 | 24,4 | - | | |
| 308 | 1971 | 353 | 13,5 | 18,2 | 23,0 | 23,8 | 24 ? | 24,3 | | |
| 306 | 1971 | ? | 11,5 | | | | | | Febr. 72 | Winterfallwild |
| 303 | 1971 | 373 | 11,5 | | | | | | Jan. 72 | Winterfallwild, (Durchfall) |
| 325 | 1971 | ? | 16,5 | - | - | - | - | - | | |
| 321 | 1971 | -(67) | 16,0 | 22,4 | 26,4 | 26,3 | | | Juli 75 | geforkelt |
| 326 | 1971 | ? | 12,5 | | | | | | ? | Winterfallwild ? |
| 218 | 1971 | 375 | 16 ? | 21,4 | 23,5 | 23,2 | (20,0) | | Febr. 76 | Durchfall |
| - | 1971 | ? | 12 ? | | | | | | März 72 | Winterfallwild |
| - | 1971 | ? | 12,5 | | | | | | Dez. 71 | Unfall (Fang) |
| 201 | 5.5.72 | - (67) | | 16,1 | 25,1 | 25,0 | | | Juni 75 | Geburt |
| 220 | 3.-8.6.72 | 20 | | 17,0 | 25 ? | - | - | - | | |
| 211 | 22./23.5.72 | 375 | | 14,5 | 23,6 | 24,3 | 25,2 | | Mai 76 | Nachgeburt |
| 205 | 1972 | 9 (67) | | 14,3 | 21,3 | 22,5 | | | 4.6.75 | Geburt |
| 206 | 1972 | 9 (67) | | 14,8 | 20,9 | 22,1 | 22,7 | 23,5 | | |
| 215 | 23.5.72 | 104 | | 14,5 | 19,7 | 23,0 | 22,2 | 23,2 | | |
| - | vor 24.5.72 | 114 | | 14,5 | - | 21,1 | - | - | | |
| 210 | 13.-22.5.72 | 373 | | 11,8 | 19,7 | - | - | - | | |
| 254 | 22./23.5.72 | 360 | | 13,8 | 19,9 | - | 22,5 | 21,7 | | |
| 213 | 8.-10.5.72 | 121 | | 12,0 | 17,8 | - | - | - | | |
| 212 | nach 15.5.72 | 376 | | 16,3 | 24,2 | 25,9 | 24,9 | - | | |
| - | 23.5.72 | 131 | | 10,5 | | | | | Okt. 72 | Abschuß |
| - | 13.-22.5.72 | 373 | | 11 ? | | | | | Febr. 73 | Winterfallwild |
| - | 22./23.5.72 | 375 ? | | 11 ? | | | | | Jan. 73 | Winterfallwild |
| - | vor 24.5.72 | 114 ? | | 12 ? | | | | | März 73 | Winterfallwild, (Durchfall) |
| 45 | 27.5.-6.6.73 | 375 | | | 16,3 | 24,0 | 26,2 | 26 ? | | |
| 88 | nach 29.5.73 | 376 | | | 11,0 | 15,8 | | | Okt.75 | Durchfall |
| 51 | nach 29.5.73 | 376 | | | 12.6 | 18,3 | | | Juni 75 | Geburt (?) |
| 84 | 1./2.6.73 | 126 | | | 14,2 | - | | | Sept.74 | verschollen |
| 55 | ca.1.6.73 | - (67) | | | 14,5 | 21,0 | - | 22 ? | | |
| 61 | 27.5.-6.6.73 | 9 (67) | | | 12,5 | 19,8 | (13,7) | | Febr.76 | Durchfall |
| 74 | 27.5.73 | 104 | | | 13,7 | 22,8 | 25,1 | 24,5 | | |
| 78 | 5./6.6.73 | 20 | | | 16,0 | 24,4 | 24,2 | 23,8 | | |
| 75 | 27.5.73 | 360 | | | 15,0 | | | | Jan. 74 | Pansenacidose (Sammelkammer) |
| 44 | 27.5.73 | 360 | | | 15,0 | | | | Jan. 74 | Pansenacidose (Sammelkammer) |
| 253 | 23.5.73 | 375 ? | | | 18,6 | | | | Jan. 74 | Abschuß |
| - | 1973 | 121 ? | | | 14 ? | | | | März 74 | verschollen |
| 97 | nach 18.5.74 | 373 | | | | 16,4 | 24 ? | 26,5 | | |
| 95 | nach 27.5.74 | - (72) | | | | 14,1 | 22,2 | - | | |
| 91 | 16.5.-8.6.74 | 107 | | | | 15,1 | (13,2) | | Febr.76 | Durchfall |
| 90 | 8.5.-1.6.74 | 376 | | | | 15,0 | 21,5 | | Mai 76 | Geburt (?) |
| 99 | 1974 | 321 | | | | 15,1 | | | Sept. 75 | Durchfall |
| 86 | 1974 | 218 | | | | 13,0 | | | Juni 75 | verschollen |
| 79 | 1974 | 218 | | | | 12,4 | | | Febr. 75 | Blutvergiftung |
| 73 | nach 18.5.74 | - (67) | | | | 14,5 | | | Febr.75 | Fuchsriß (!) |
| - | vor 7.6.74 | 9 (67) | | | | 12,2 | | | Febr. 75 | Winterfallwild |
| 82 | nach 18.5.74 | 308 | | | | 12.7 | 18,9 | 21,7 | | |
| 277 | nach 16.5.74 | 310 | | | | 12,9 | | | Juni 75 | Durchfall |
| - | 10.-30.5.74 | 104 | | | | 13,5 | | | Juni 75 ? | verschollen |
| - | vor 7.6.74 | 9 (67) | | | | 12 ? | | | März 75 | Winterfallwild |
| - | 1974 | 201 | | | | 10 ? | | | Nov. 74 | verschollen |
| 93 | 30.5.75 | 20 | | | | | 15,4 | - | Herbst 76 | Halsband gefunden |
| 266 | ca.30.5.75 | 104 | | | | | 14,8 | 23,1 | | |
| 279 | 28.5.75 | 376 | | | | | 16,0 | - | | |
| 270 | 28.5.75 | 376 | | | | | 12,7 | 19,2 | | |
| 100 | 1975 | - (67) | | | | | 16,0 | - | | |
| 256 | vor 28.5.75 | 215 | | | | | 11,9 | 20,3 | | |
| 248 | 13.5.75 | 321 | | | | | 13,3 | 19,6 | | |
| 68 | ca.24.5.75 | 212 | | | | | 14,7 | - | | |
| 269 | nach 13.5.75 | 218 | | | | | 11,3 | | März 76 | Winterfallwild |
| 9 | 19.5.75 | - (72) | | | | | 13,3 | - | | |
| 230 | 19.5.75 | - (72) | | | | | 14,4 | - | | |
| 395 | 30.5.75 | 20 | | | | | 15,1 | 20,9 | | |
| - | 12.5.-8.6.75 | 220 | | | | | 14 ? | - | | |
| - | 5./6.6.75 | 308 | | | | | 13 ? | 19 ? | | |
| - | 24.5.75 | 213 | | | | | 12 ? | | Anfang 76 | verschollen |
| - | ca.6.5.75 | 325 | | | | | 15 ? | - | | |
| 298 | 14.5.76 | 74 | | | | | | 15,6 | | |
| 246 | 24.5.76 | 308 | | | | | | 16,2 | | |
| 56 | 14.5.76 | 74 | | | | | | 13,9 | | |
| 29 | 18.-22.5.76 | 78 | | | | | | 18,1 | | |
| 299 | 4./5.5.76 | 210 | | | | | | 14,4 | | |
| 249 | 12.-17.5.76 | 325 | | | | | | 18,2 | | |
| - | nach 21.5.76 | 97 | | | | | | 15 ? | | |
| - | 19./20.5.76 | 310 | | | | | | 12 ? | | |
| - | 14.-17.5.76 | 220 | | | | | | 15 ? | | |
| - | 5. -29.5.76 | 206 | | | | | | 13 ? | | |
| 287 | 4./5.5.76 | 210 | | | | | | ? | | |

Tabelle Anhang 1 b: Lebensdauer, Gewichtsentwicklung und Todesursachen bei Rehen, die mindestens sieben Monate alt geworden sind (Rehgatter I Stammham). — W e i b c h e n .

Tabelle Anhang 1 a: Lebensdauer, Gewichtsentwicklung und Todesursache bei Rehen, die mindestens sieben Monate alt geworden sind (Rehgatter I Stammham). — B ö c k e .

←

| Nr | 1972 W | F | S | H | J | 1973 W | F | S | H | J | 1974 W | F | S | H | J | 1975 W | F | S | H | J | 72–75 T | 1976 W | F | S | H | J |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| [illegible] | 25 | 24 | 15 | 25 | 25 | 25 | 25 | 20 | — | 25 | 21 | 20 | 20 | 22 | 21 | 20 | (11) | (11) | 20 | 25 | 36 | 10 | 10 | 10 | -- | 10 |
| [illegible] | 18 | [illegible] | [illegible] | [illegible] | 12 22 | 11 | 12 | 9 | — | 13 | 13 | 10 | 10 | 12 | 11 | 10 | 7 | 8 | 8 | 11 | 15 | [illegible] | 6 | 5 | -- | 7 |
| [illegible] | 18 | 19 | 15 | 18 | 19 | 17 | 8 | 10 | — | 20 | 10 | 11 | 14 | 11 | 15 | 10 | 9 | 8 | 14 | 16 | 31 | 7 | 7 | 6 | -- | 7 |
| [illegible] | 30 | 12 | 15 | 30 | 25 | [illegible] | 11 | 14 | — | 24 | 20 | 30 | [illegible] | [illegible] | 24 | [illegible] | 20 | 17 | [illegible] | [illegible] | 40 | 15 | 14 | 15 | -- | 15 |
| [illegible] | 10 | [illegible] | [illegible] | 21 | 26 | [illegible] | 11 | 10 | — | 20 | [illegible] | | | | | | | | | | 10 | | | | | |
| | [illegible] | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| [illegible] | 11 | 30 | [illegible] | 18 | 30 | [illegible] | 18 | 10 | — | 6 | 30 | 30 | [illegible] | [illegible] | [illegible] | [illegible] | 18 | 16 | [illegible] | [illegible] | 60 | [illegible] | 14 | 13 | -- | 14 |

1976 war die zeitliche Verteilung der Beobachtungen nicht repräsentativ. Die Homerangegrößen wurden deshalb im Vergleich zu den früheren Jahren unterschätzt.

Tabelle Anhang 2 a: Homerange-Größen (geschätzt, Hektar) im Rehgatter I Stammham. — B ö c k e .
Winter, Frühjahr, Sommer, Herbst, Jahr, Total.

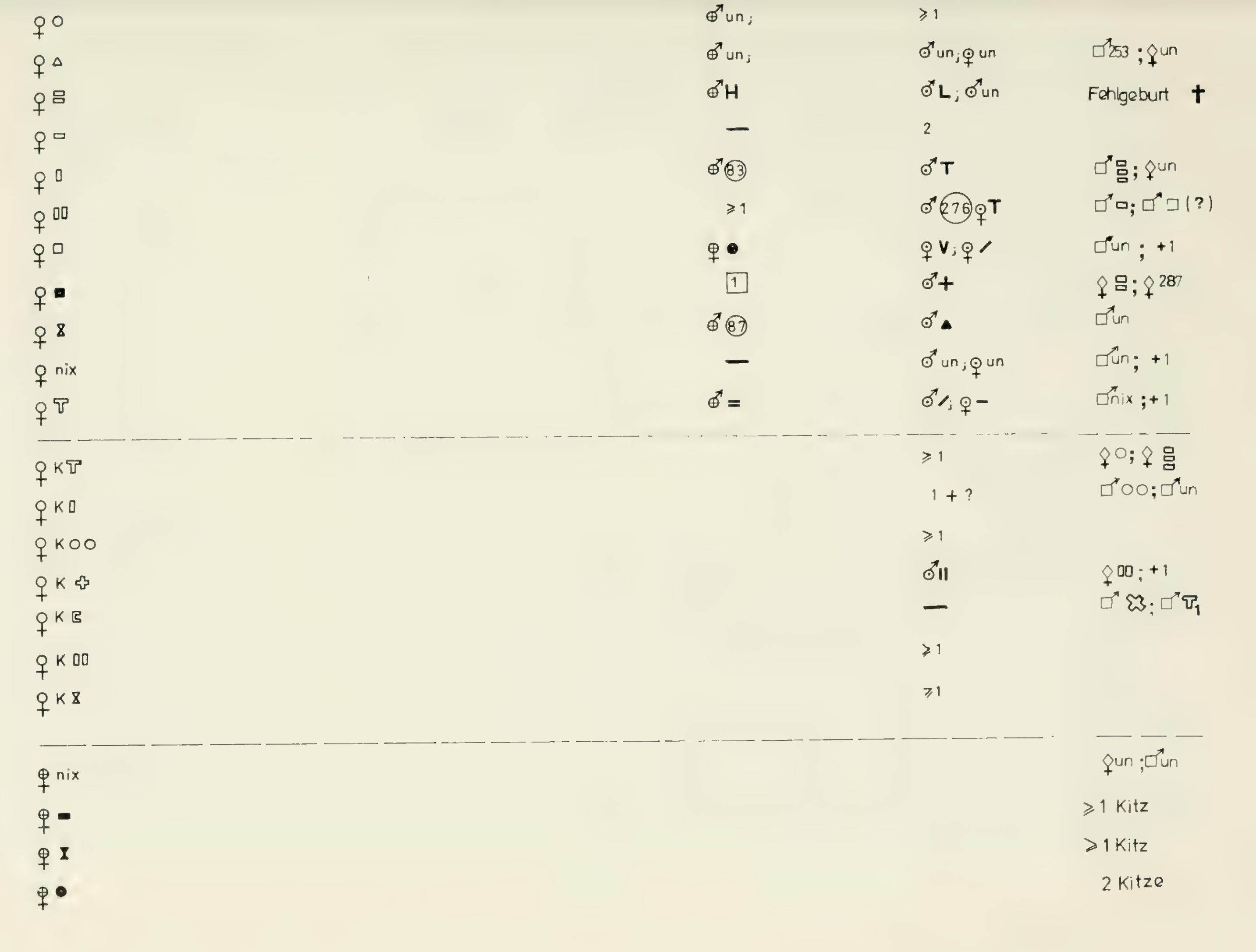
| Individuen | 1972 | | | | | 1973 | | | | | 1974 | | | | | 1975 | | | | | 72 - 76 | 1976 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Ohr - Nr. | W | F | S | H | J | W | F | S | H | J | W | F | S | H | J | W | F | S | H | J | T | W | F | S | H | J |
| 9 | ? | ? | ? | 16 | 20 | 21 | 10 | 5 | -- | 21 | 13 | 9 | 6 | 10 | 14 | 12 | 6 | 6 | 13 | 15 | 21 | 8 | 6 | 5 | -- | 9 |
| 373 | 15 | 10 | ? | 15 | 25 | 10 | 10 | 7 | -- | 14 | 13 | 9 | 9 | 19 | 19 | 12 | 8 | 6 | 15 | 18 | 21 | 10 | | | | |
| 0 | 13 | ? | ? | 15 | 15 | 12 | ? | ? | -- | 15 | ? | 7 | ? | 12 | 15 | 8 | ? | 7 | 10 | 10 | 18 | 4 | 7 | 3 | -- | 8 |
| 360 | 15 | 9 | 6 | 12 | 22 | 8 | 10 | 6 | -- | 15 | | | | | | | | | | | 20 | | | | | |
| 375 | 35? | ? | ? | 12 | 14? | 11 | 7 | 6 | -- | 12 | 11 | 8 | ? | 10 | 10 | 10 | ? | 7 | 8 | 10 | 12? | 7 | 7 | 4 | -- | 8 |
| 376 | ? | 10 | 6 | 12 | 15 | 10 | ? | 6 | -- | 12 | 10 | 10 | 8 | 15 | 15 | 18 | 8 | 12 | 13 | 15 | 15 | 8 | 8 | 5 | -- | 9 |
| 20 | 53 | 6 | 6 | 12 | 70 | 15 | 10 | 6 | -- | 17 | 15 | 15 | 11 | 11 | 15 | 10 | 8 | 6 | | 10 | 23+ | | | | | |
| 114 | ? | 5 | ? | ? | 12 | 12 | 5 | 5 | -- | 12 | 6 | 6 | 6 | 5 | 10 | 6 | (16) | | | | 20 | | | | | |
| 107 | 26 | 12 | 9 | 24 | 35 | 20 | 22 | 6 | -- | 22 | 22 | 8 | 8 | 22 | 25 | 16 | | | | | 37 | | | | | |
| 104 | 24 | 15 | 12 | 21 | 25 | 20 | 15 | 6 | -- | 20 | 22 | 20 | 12 | 18 | 23 | 20 | 18 | 7 | 15 | 22 | 32 | 10 | 4 | 6 | -- | 13 |
| 126 | ? | 20 | 12 | 22 | 23 | 20 | 17 | 10 | -- | 22 | 20 | 20 | 12 | 20 | 22 | | | | | | 27 | | | | | |
| 131 | 9 | 6 | 7 | 14 | 20 | 13 | 10 | ? | | 13 | | | | | | | | | | | 20 | | | | | |
| 121 | 16 | ? | ? | 21 | 30 | 25 | 5 | ? | -- | 25 | | | | | | | | | | | 35 | | | | | |
| 218 | 12 | 20 | 25 | 20 | 28 | ? | 19 | 13 | -- | 20 | 26 | 20 | ? | 31 | 30 | 25 | 25 | 16 | ? | 26 | 36 | | | | | |
| 321 | 14 | ? | ? | 20 | 25 | 18 | 9 | 12 | -- | 20 | ? | ? | ? | 17 | 20? | 13 | 15 | 4 | | 15 | 23 | | | | | |
| 308 | 25 | 10 | 8 | 11 | 31 | 15 | 7 | 7 | -- | 18 | ? | 7 | 6 | 11 | 15 | 6 | 9 | 5 | 14 | 15 | 33 | 4 | 5 | 4 | | 6 |
| 325 | 9 | 9 | 8 | 9 | 10 | 10 | 8 | 6 | -- | 12 | 15 | 8 | 7 | 25? | 25? | 9 | 10 | 7 | 9 | 12 | 24 | 8 | 4 | 3 | | 8 |
| 310 | 13 | 32 | 11 | 23 | 35 | 16 | 13 | 9 | -- | 22 | 21 | 13 | 5 | 18 | 35 | 14 | 14 | 7 | 7 | 14 | 42 | 7 | 5 | 3 | | 7 |
| 254 | | | | | | 12 | 10 | 6 | -- | 16 | 9 | 6 | 5 | 23 | 25 | 14 | 8 | 5 | 8 | 14 | 35 | ? | 5 | 3 | -- | 6 |
| – | | | | | | 16 | 10 | 15 | -- | 19 | ? | 10 | 6 | ? | 10 | 9 | 10 | 5 | 10 | 15 | 28 | 7 | 4 | 3 | | 6 |
| 220 | | | | | | 16 | 13 | 6 | -- | 23 | 13 | 6 | 8 | 16 | 32? | 20 | 9 | 7 | 15 | 22 | 41 | 7 | 9 | 4 | | 10 |
| 201 | | | | | | 17 | 9 | 7 | -- | 24 | 6 | 4 | 4 | 5 | 7 | 5 | 5 | 4 | | 5 | 21 | | | | | |
| 215 | | | | | | 18 | 15 | 18 | -- | 22 | 18 | 18 | ? | 10 | 22 | 20 | 14 | 7 | 15 | 22 | 36 | 13 | 5 | 4 | -- | 13 |
| 211 | | | | | | ? | 17 | 20 | -- | 25 | 24 | 22 | 7 | 24 | 27 | 30 | 7 | 21 | 16 | 30 | 37 | 8 | 7 | 7 | -- | 12 |
| 206 | | | | | | 20 | 15 | 18 | -- | 30 | 12 | 10 | 5 | 7 | 14 | 15 | 10 | 7 | 10 | 15 | 30 | 7 | 8 | 4 | -- | 12 |
| 205 | | | | | | 20 | 15 | 11 | -- | 25 | 19 | 8 | 6 | 16 | 20 | 18 | 9 | 9 | | 18 | 25 | | | | | |
| 212 | | | | | | 16 | 15 | 12 | -- | 22 | 15 | 12 | 7 | 17 | 18 | 18 | 12 | 19 | 15 | 19 | 23 | 9 | 13 | 7 | | 16 |
| 213 | | | | | | 20 | 20 | 16 | -- | 25 | 12 | 10 | 7 | 7 | 12? | 15 | 10 | 6 | 7 | 18 | 38 | 7 | [illegible] | 1 | | 10 |
| 210 | | | | | | 15 | 10 | 10 | -- | 16 | 10 | 8 | 7 | 7 | 15 | 7 | 10 | 7 | 7 | 18 | 22 | 11 | 7 | 7 | | 11 |
| 51 | | | | | | | | | | | 32 | 18 | 20 | 25 | 35 | 20 | 20 | 22 | 16 | 28 | 38 | | | | | |
| 88 | | | | | | | | | | | 32 | 20 | 30 | 30 | 35 | 20 | 20 | 16 | | 24 | 38 | | | | | |
| 55 | | | | | | | | | | | 15 | 18 | 7 | 7 | 25 | 18 | 12 | 8 | 7 | 28 | 40 | 7 | 7 | 4 | | 8 |
| 84 | | | | | | | | | | | 30 | 25 | 27 | | 30 | | | | | | | | | | | |
| 45 | | | | | | | | | | | 15 | 10 | 7 | ? | 16 | 20 | 15 | 6 | 8 | 21 | 27 | 9 | 6 | 3 | -- | 10 |
| 78 | | | | | | | | | | | 14 | 13 | 9 | 15 | 15 | 10 | 6 | 6 | 7 | 12 | 21 | 7 | 9 | 5 | -- | 11 |
| 61 | | | | | | | | | | | ? | 19 | 10 | 16 | 20 | 12 | 8 | 8 | (45) | 15+ | 30+ | | | | | |
| 74 | | | | | | | | | | | 15 | 25 | 15 | 18 | 28 | 20 | 17 | 18 | 15 | 26 | 33 | 13 | 8 | 7 | | 15 |
| 90 | | | | | | | | | | | | | | | | 18 | 18 | 27 | 18 | 30 | 30 | ? | ? | ? | -- | 22 |
| 91 | | | | | | | | | | | | | | | | 15 | 14 | 14 | (30) | 25+ | | 20? | | | | |
| 99 | | | | | | | | | | | | | | | | 14 | 17 | 16 | | 22 | | | | | | |
| 82 | | | | | | | | | | | | | | | | 8 | 9 | 6 | ? | 13 | 13 | 3 | 6 | 3 | -- | 7 |
| 277 | | | | | | | | | | | | | | | | 16 | 16 | | | (22) | | | | | | |
| 95 | | | | | | | | | | | | | | | | ? | 9 | 7 | 15 | 17 | 17 | 8 | ? | ? | -- | 10 |
| 97 | | | | | | | | | | | | | | | | 12 | 8 | 16 | 12 | 20 | 20 | 9 | 7 | 4 | -- | 10 |
| 86 | | | | | | | | | | | | | | | | 20 | | | | | | | | | | |
| 79 | | | | | | | | | | | | | | | | 20 | | | | | | | | | | |
| 266 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 4 | 12 | 9 | -- | 14 |
| H | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 8 | 4 | 6 | -- | 12 |
| I | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 16 | ? | 12 | -- | 37 |
| 279 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | ? | 14 | 16 | -- | 16 |
| 270 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | ? | 16 | 18 | -- | 18 |
| K | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5 | 6 | 5 | -- | 7 |
| 68 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 12 | 15 | 20 | -- | 20 |
| 230 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 8 | 6 | 6 | -- | 12 |
| 9b | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 8 | 5 | ? | -- | ? |
| 93 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 9 | 8 | 5 | -- | 11 |
| 395 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | ? | 10 | 6 | -- | 10 |
| 100b | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | ? | ? | 12 | -- | 17 |
| 248 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 15 | 10 | 14 | -- | 20 |
| 256 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 12 | 6 | 6 | -- | 12 |

1976 war die zeitliche Verteilung der Beobachtungen nicht repräsentativ. Die Homerangegrößen wurden deshalb im Vergleich zu den früheren Jahren unterschätzt.

Tabelle Anhang 2 b: Homerange-Größen (geschätzt, Hektar) im Rehgatter I Stammham. — Weibchen.
Winter, Frühjahr, Sommer, Herbst, Jahr, Total.

Tabelle Anhang 3: Verwandtschaft und Geburten im Rehgatter I Stammham, 1971—1976.

| Mutter | 1971(△▽) | 1972 (○) | 1973 (○K) | 1974 (⊕) | 1975 (⊙) | 1976 (□◇) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| ♀● | ♀▲; +? | ♀○; +? | ♂K□; ♀K⊏ | ♂▬ +1 | ♂■, ♀= | □♂⊤, □♂⫽ |
| ♀▲ | ♂▲; ♂= | ♀■; +1 | ♂K53; +? | ♀ nix; (+?) | ⩾1 | |
| ♀■ | 3 | ♂△; ♀▭; ♀▯ | ♀K○○; (+1) | ♂▲; ♀H | ♂⧗, ♂un | □♂▯, □♂⊟ |
| ♀⧗ | ♀=(?); ♀॥ | ♀⊟; [+1] | ♂K⌸; ♀K▯ | ♂; [♀] | ♂I, ♂un | □♂△, +1 |
| ♀T | ♂(50); ♂■ | ♂▭; ♀⊤ | ♀K▯▯; ♀K⧗ | ♂; ♀▬ | ♀●, ♀⧗ | □♂▯▯, □♂⫽ |
| ♀I | ♀T; ♀(?) | ♂⊟; ♀⧗ | ♀K▭; ♀K⊟ | | | |
| ♀Z | | ♂un; ♀△ | ♂K⌶; ♀K✢ | — | ♀▲; ♀●● | |
| ♀▯ | | ♀□; [+1] | ♂K▯; +? | ♂I; ♀un | | |
| ♀□ | | ⩾1 | ♂K⧗; +? | ♂92; ♀॥ | | |
| ♀⊟ | | ♂⧗; ♂nix | ♂K⊤; ♀K⌸ | ♂●; ♂I | | |
| ♀1 | | ♂▯▯; ♀▯▯ | ♂K○; ♀K⊤ | ♂॥; ♀un | ♂=; ♀I | Frühgeburt |
| ♀▭ | | ♂○; ♀nix | (1); +? | | | |
| ♀△ | | ♂▯; ♀ | ♂K26; +1 | | | |
| ♀T | | | ♂K90 | ♂; ♀■ | ♂; ♂un | ♀un; □♂un |
| ♀⧗ | | | ♂Kun; (♂K) | ♂; ♂un | ♂V, ♀un | ♀△; +(♂) |
| ♀nix | | | ⩾1 | ♂/; ♀⧗ | ♂–, ♀un | ♀▯; +(♀) |
| ♀▲ | | | 1+? | ♂■; ♀▲ | ♂●; ♀॥ | |
| ♀॥ | | | 1+? | ♀I; ♀/ | ♀■; ♂●● | |


Fehlgeburt
≥1 Kitz
≥1 Kitz
2 Kitze

| Geburts-jahrgang | 1970 [1] | 1971 [2] | 1972 [3] | 1973 [4] | 1974 [5] | 1975 [6] | 1976 [7] | Summe bzw. Mittel 1972 - 1975 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ERSTGEBÄRENDE (24 Monate alt) | | 2 | 7 | 5 | 11 | 7 | 4 | 30 |
| davon trächtig | | 2 | 7 | 5 | 9 | 6 | 4 | 27 |
| überleben Geburt | | 2 | 7 | 5 | 9 | 5 | 3(?) | 26 |
| GEBORENE KITZE | | 4(?) | 13 | 6-7 | 9-12 | 6-7 | 6+(?) | 34-39 |
| GEFÜHRTE KITZE | | 4(?) | 11 | 3 | 7 | 1 | 4(?) | 22 |
| GEBURTENRATE (%) | | 200(?) | 186 | 120-140 | 82-109 | 86-100 | 150(?) | 113-130 |
| bezogen auf trächtige | | | | | 100-133 | 100-117 | | 126-144 |
| KITZRATE (%) | | 200(?) | 157 | 60 | 78 | 17(20) | 100 | 85 |
| ÄLTERE WEIBCHEN (über 36 Monate alt) | | 15 | 6 | 13 | 15 | 23 | 21 | 57 |
| davon trächtig | | 15 | 6 | 13 | 14 | 23 | 21 | 56 |
| überleben Geburt | | 15 | 6 | 13 | 14 | 21 | 20 | 53 |
| GEBORENE KITZE | | 32(?) | 12-13 | 23-25 | 26 | 39-43 | ≥ 38 | 100-107 |
| GEFÜHRTE KITZE | | 32 | 10 | 17 | 26 | 37 | ca. 30 | 90 |
| GEBURTENRATE (%) | | 213 | 200-217 | 177-192 | 173 | 170-187 | ca. 181 | 175-188 |
| bezogen auf trächtige | | | | | 186 | | | 179-191 |
| KITZRATE (%) | | 213 | 167 | 131 | 186 | 176 | 143 | 170 |
| ALLE WEIBCHEN (über 24 Monate alt) | 22 | 17 | 13 | 18 | 26 | 30 | 25 | 87 |
| davon trächtig | | | | | 23 | 29 | | 83 |
| überleben Geburt | | | | | 23 | 26 | 24 | 80 |
| GEBORENE KITZE | | ≥ 36 | 25-26 | 29-32 | 35-39 | 45-50 | ≥ 43 | 134-146 |
| GEFÜHRTE KITZE | ≥ 33 | 36 | 21 | 21 | 33 | 38 | ca. 34 | 113 |
| GEBURTENRATE (%) | ≥ 150 | 212 | 192-200 | 161-178 | 135-150 | 150-167 | 172 | 154-169 |
| bezogen auf trächtige | | | | | 152-170 | 155-172 | | 161-177 |
| KITZRATE (%) | ≥ 150 | 212 | 162 | 117 | 143 | 146 | 136 | 141 |

Anmerkungen:

(1) Die Kitze des Jahrgangs 1970 konnten erst im Dezember 1971 quantitativ erfaßt werden. Mit erheblicher Jugendsterblichkeit bis zu diesem Zeitpunkt ist zu rechnen.

(2) Im Winter 1970/71 wurde eine Anzahl Weibchen aus dem Gatter entfernt. Die hohe Geburtenrate 1971 ist wohl vor allem auf den geringen Anteil erstmals gebärender Weibchen zurückzuführen. Es ist nicht völlig auszuschließen, daß eine weitere (unmarkierte) Geiß unserer Aufmerksamkeit entging oder vor Dezember 1971 starb.

(3) Die Gruppe der erstmals gebärenden Geißen ist eine „gute Auswahl", die anläßlich der Reduktion der Gatterpopulation im Winter 1971/72 getroffen werden konnte. Das gilt in geringerem Maße auch für die älteren Geißen. Im Winter 1972/73 kam erstmals die „Sammelkammer" zum Einsatz. Wegen guten Fangerfolges konnte jedoch die Fangaktion früher abgebrochen werden als 1973/74. — Es gab Füchse und Dachse im Gatter.

(4) Die „Sammelkammer" war von Mitte November bis Anfang Februar im Einsatz. Die Mehrzahl der Kitze blieb wochenlang ohne Mutter und ohne Zugang zur Fütterung und entwickelte sich damit relativ schlecht (vgl. Anmerkung 6). — Vier Wildschwein-Überläufer und eine Fuchsfamilie sorgten vermutlich für eine hohe Kitzsterblichkeit.

(5) Geißen wurden nur dann in die „Sammelkammer" übernommen, wenn sie mit ihren Kitzen zusammen gefangen worden waren. Sonst wurden sie wieder freigelassen. Zwei kleine „erstmals gebärende" und ein gesundes, großes erwachsenes Weibchen waren nicht trächtig. Dadurch scheint die Geburtenrate relativ gering. — Füchse und Dachse waren im Gatter nicht vorhanden.

(6) Der schlecht entwickelte Geburtsjahrgang 1973 kommt erstmals zur Fortpflanzung und bringt sehr schlechte Kitzraten. — Ein bis zwei Wildschweine (bis August), Füchse und mindestens zwei Dachse leben im Gatter.

(7) Eine „ältere Geiß" hatte eine Frühgeburt Ende April, eine weitere erlag einer Infektion der Geschlechtsorgane, nachdem sie mindestens drei Tage lang mit halb ausgetriebener Nachgeburt beobachtet worden war. Eine erstgebärende Geiß starb nach der Geburt. — Im Gatter wurden 1976 zwei Fuchsgehecke großgezogen.

Im Jahre 1969 wurden im frisch geschlossenen Gehege acht Weibchen gefangen. Davon waren wahrscheinlich zwei erstmals gebärend. Diese acht Weibchen führten im Dezember zusammen noch neun Kitze. Der Einfluß der Bejagung auf diese Zahlen ist nicht mehr zu beurteilen. — Die Kitzrate dieser autochthonen Population ohne Fütterung betrug somit bei einer Wilddichte von 29 Rehen auf 133 ha im Dezember 1969 noch 113 %.

Auf der Probefläche „Freie Wildbahn Stammham" (autochthone Rehe, praktisch ohne Fütterung) führten sechs erstmals gebärende und elf ältere Weibchen im Dezember 1975 nach abgeschlossener Herbstjagd noch 21 Kitze. Bei einer Wilddichte von ca. 55 Rehen auf 100 ha Wald zuzüglich ca. 30 ha Äcker und Wiesen betrug somit die Kitzrate noch 124 %.

Tabelle Anhang 4: Geburtenraten und Kitzraten (Dezember) im Rehgatter I Stammham 1970—1976. — Jeweils Minimalwerte.

| Tier | Winter | | | | | Frühjahr | | | | | Sommer | | | | | Herbst | | | | | ganzes Jahr | | | | | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| OhrNr. | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | Jahre/Beobachtg. |
| Geburtsjahr 1968 und früher | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 352 | 13 | 17 | 11 | 29 | 3 | 15 | 25 | 6 | 5 | 7 | 16 | 22 | 8 | 16 | 9 | 11 | - | 10 | 9 | - | 55 | 64 | 35 | 55 | 19 | 5,00 / 228 |
| 1 | 4 | 10 | 8 | 8 | 5 | 15 | 14 | 14 | 6 | 7 | 15 | 17 | 8 | 12 | 20 | 12 | - | 1 | 1 | - | 43 | 41 | 31 | 27 | 32 | 5,00 / 174 |
| 5 | 9 | 19 | 8 | 12 | 10 | 17 | 21 | 13 | 21 | 8 | 8 | 26 | 7 | 35 | 23 | 7 | - | 4 | 5 | - | 41 | 66 | 32 | 73 | 41 | 5,00 / 253 |
| 157 | 4 | 10 | 6 | 14 | 1 | 5 | 14 | 13 | 12 | 6 | 8 | 15 | 9 | 14 | 14 | 8 | - | 6 | 2 | - | 25 | 39 | 34 | 42 | 21 | 5,00 / 161 |
| 20 | 6 | 21 | 5 | | | 22 | 14 | | | | 3 | 19 | | | | 10 | - | | | | 41 | 54 | | | | 2,25 / 95 |
| 380 | 0 | | | | | 7 | | | | | | | | | | | | | | | 7 | | | | | 0,25 / 7 |
| Geburtsjahr 1969 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 367 | 20 | 22 | 7 | 13 | 1 | 20 | 25 | 14 | 18 | 15 | 17 | 31 | 17 | 40 | 17 | 15 | - | 10 | 12 | - | 62 | 78 | 48 | 83 | 33 | 5,00 / 304 |
| Geburtsjahr 1970 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 124 | 11 | 30 | 4 | 11 | | 16 | 18 | 13 | 8 | | 17 | 25 | 4 | 14 | | 9 | - | 8 | 1 | | 53 | 73 | 29 | 34 | | 3,75 / 189 |
| 133 | 6 | 8 | 4 | 1 | | 4 | 11 | 17 | 10 | | 3 | 11 | 10 | 9 | | 10 | - | 4 | 2 | | 23 | 30 | 25 | 22 | | 4,00 / 100 |
| 116 | 7 | 15 | 0 | 9 | 2 | 15 | 20 | 11 | 13 | | 13 | 15 | 6 | 15 | | 1 | - | 6 | 2 | | 36 | 50 | 23 | 39 | 2 | 4,00 / 148 |
| 123 | 6 | 10 | 5 | 6 | | 12 | 9 | 5 | 3 | | 9 | 9 | 0 | 15 | | 6 | - | 5 | 6 | | 33 | 28 | 15 | 30 | | 4,00 / 106 |
| 115 | 7 | 10 | 6 | 3 | 6 | 14 | 15 | 8 | 5 | 7 | 10 | 21 | 3 | 8 | 5 | 16 | - | 2 | 2 | - | 44 | 46 | 19 | 18 | 18 | 5,00 / 145 |
| 113 | 14 | 16 | 6 | 8 | 2 | 15 | 7 | 6 | 16 | | 16 | 17 | 3 | 15 | | 13 | - | 7 | 6 | | 57 | 40 | 22 | 45 | 2 | 4,25 / 166 |
| 203 | 4 | 13 | 5 | 8 | | 3 | 7 | 8 | 8 | | 0 | 4 | 4 | 4 | | 0 | - | 1 | 3 | | 7 | 24 | 18 | 23 | | 4,00 / 72 |
| 120 | 13 | 29 | 6 | 14 | | 18 | 15 | 7 | | | 21 | 13 | 4 | | | 17 | - | 5 | | | 69 | 57 | 22 | 14 | | 3,25 / 162 |
| 106 | 9 | | | | | 11 | | | | | | | | | | | | | | | 20 | | | | | 0,50 / 20 |
| 119 | 6 | | | | | 10 | | | | | 1 | | | | | | | | | | 17 | | | | | 0,50 / 17 |
| Geburtsjahr 1971 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 311 | 5 | | | | | 8 | | | | | | | | | | | | | | | 13 | | | | | 0,50 / 13 |
| 312 | 9 | 12 | 4 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 3 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 6 | 1 | - | 1 | 0 | - | 16 | 15 | 9 | 5 | 10 | 5,00 / 55 |
| 313 | 12 | 9 | 0 | 8 | 8 | 22 | 11 | 8 | 5 | 4 | 10 | 13 | 7 | 8 | 12 | 16 | - | 3 | 3 | - | 60 | 33 | 18 | 24 | 24 | 5,00 / 159 |
| 304 | 7 | 26 | 7 | 33 | 16 | 24 | 22 | 11 | 21 | 18 | 14 | 30 | 13 | 38 | 20 | 12 | - | 14 | 17 | - | 57 | 78 | 45 | 109 | 54 | 5,00 / 343 |
| 319 | 11 | 13 | 2 | 17 | 6 | 24 | 19 | 9 | 14 | 7 | 11 | 18 | 9 | 29 | 13 | 11 | - | 5 | 8 | - | 57 | 50 | 25 | 68 | 26 | 5,00 / 226 |
| 314 | 4 | | | | | 9 | | | | | 3 | | | | | | | | | | 16 | | | | | 0,50 / 16 |
| 315 | 9 | 16 | 7 | | | 18 | 20 | 10 | | | 26 | 19 | 10 | | | 8 | - | | | | 61 | 55 | 27 | | | 2,75 / 143 |
| Geburtsjahr 1972 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 255 | | 7 | 4 | 7 | 8 | | 4 | 5 | 18 | 11 | | 19 | 9 | 25 | 10 | | - | 8 | 15 | - | | 30 | 26 | 65 | 29 | 4,00 / 150 |
| - | | 6 | 8 | 8 | | | 9 | 5 | 6 | | | 4 | 4 | 2 | | | - | 2 | | | | 19 | 19 | 16 | | 2,50 / 54 |
| 253 | | 8 | 4 | 20 | 8 | | 7 | 5 | 15 | 11 | | 9 | 2 | 32 | 18 | | - | 6 | 12 | - | | 24 | 17 | 79 | 37 | 4,00 / 157 |
| 202 | | 15 | 7 | 8 | 4 | | 17 | 8 | 14 | 12 | | 12 | 7 | 28 | 16 | | - | 3 | 8 | - | | 44 | 25 | 58 | 32 | 4,00 / 159 |
| 214 | | 15 | 9 | 22 | 9 | | 8 | 9 | 16 | 6 | | 11 | 6 | 29? | 12 | | - | 5 | 1 | - | | 34 | 29 | 68? | 27 | 4,00 / 158 |
| 217 | | 12 | 3 | | | | 9 | 2 | | | | 14 | 4 | | | | - | 7 | | | | 35 | 16 | | | 2,00 / 51 |
| 207 | | 8 | 0 | 4 | 1 | | 4 | 6 | 1 | 2 | | 14 | 2 | 1 | 5 | | - | 8 | 6 | - | | 26 | 16 | 12 | 8 | 4,00 / 62 |
| 219 | | 9 | | | | | 8 | | | | | 11 | | | | | - | | | | | 28 | | | | 1,00 / 28 |
| 216 | | 12 | | | | | 5 | | | | | | | | | | | | | | | 17 | | | | 0,25 / 17 |
| Geburtsjahr 1973 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 81 | | | 5 | 10 | | | | 1 | 14 | | | | 2 | 9 | | | | 2 | 4 | | | | 10 | 37 | | 2,00 / 47 |
| 85 | | | 12 | 18 | 4 | | | 7 | 11 | | | | 10 | 17 | | | | 3 | 11 | | | | 32 | 57 | 4 | 2,25 / 93 |
| 52 | | | 0 | | | | | 3 | | | | | 5 | | | | | 2 | | | | | 10 | | | 1,00 / 10 |
| 67 | | | 7 | | | | | 6 | | | | | | | | | | | | | | | 13 | | | 0,50 / 13 |
| 36 | | | 8 | 33 | 5 | | | 11 | 2 | 7 | | | 2 | 6 | 11 | | | 8 | 6 | - | | | 29 | 47 | 23 | 3,00 / 99 |
| 80 | | | 7 | 18 | 7 | | | 16 | 16 | 9 | | | 7 | 29 | 9 | | | 9 | 3 | - | | | 26 | 66 | 25 | 3,00 / 117 |
| 57 | | | 3 | 3 | 2 | | | 3 | 2 | 4? | | | 1 | 6 | 1 | | | 3 | 2 | | | | 10 | 13 | 7 | 2,50 / 30 |
| - | | | 11 | 9 | 5 | | | 13 | 7 | 7 | | | 2 | 13 | 5 | | | 3 | 6 | - | | | 29 | 35 | 17 | 3,00 / 81 |
| Geburtsjahr 1974 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 94 | | | | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 10 | | 0,25 / 10 |
| 83 | | | | 4 | | | | | 6 | | | | | 16 | | | | | | | | | | 26 | | 0,75 / 26 |
| 98 | | | | 10 | 4 | | | | 12 | 7 | | | | 0 | 3 | | | | 7 | - | | | | 29 | 14 | 2,00 / 43 |
| 89 | | | | 14 | 4 | | | | 17 | 12 | | | | 13 | 12 | | | | 4 | - | | | | 48 | 28 | 2,00 / 76 |
| 100 | | | | 39 | 2 | | | | 23 | 4 | | | | 19 | 14 | | | | 4 | - | | | | 85 | 20 | 2,00 / 105 |
| 93 | | | | 11 | | | | | 18 | | | | | 18 | | | | | 1 | | | | | 48 | | 0,75 / 48 |
| 96 | | | | 16 | 6 | | | | 5 | 7 | | | | 13 | 4 | | | | 11 | | | | | 45 | 17 | 1,50 / 62 |
| 82 | | | | 22 | 10 | | | | 17 | 9 | | | | 21 | 3 | | | | 10 | - | | | | 70 | 22 | 2,00 / 92 |
| 87 | | | | 3 | | | | | 12 | | | | | 5 | | | | | | | | | | 20 | | 0,75 / 20 |
| 76 | | | | 6 | 3 | | | | 3 | 3 | | | | 2 | 6 | | | | 4 | - | | | | 15 | 12 | 2,00 / 27 |
| - (von 325) | | | | 12 | | | | | 11 | | | | | | | | | | | | | | | 23 | | 0,50 / 23 |
| 233 | | | | 7 | | | | | 4 | | | | | 14 | | | | | 3 | | | | | 28 | | 1,00 / 28 |
| 46 | | | | 8 | 7 | | | | 6 | 2 | | | | 16 | 12 | | | | 7 | - | | | | 37 | 21 | 2,00 / 58 |
| - (von 201) | | | | 25 | 2 | | | | 13 | 0 | | | | 19 | 2 | | | | 0 | - | | | | 57 | 4 | 2,00 / 61 |
| Geburtsjahr 1975 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 34 | | | | | 2 | | | | | 4 | | | | | 5 | | | | | - | | | | | 11 | 1,00 / 11 |
| 87 | | | | | 4 | | | | | 8 | | | | | 16 | | | | | - | | | | | 28 | 1,00 / 28 |
| 278 | | | | | 5 | | | | | 6 | | | | | 8 | | | | | - | | | | | 19 | 1,00 / 19 |
| 272 | | | | | 4 | | | | | 4 | | | | | 7 | | | | | - | | | | | 15 | 1,00 / 15 |
| 262 | | | | | 18 | | | | | 8 | | | | | 1 | | | | | | | | | | 27 | 0,50 / 27 |
| 296 | | | | | 5 | | | | | 9 | | | | | 8 | | | | | - | | | | | 22 | 1,00 / 22 |
| 293 | | | | | 7 | | | | | 11 | | | | | 13 | | | | | - | | | | | 31 | 1,00 / 31 |
| 39 | | | | | 6 | | | | | 10 | | | | | 13 | | | | | - | | | | | 29 | 1,00 / 29 |
| 294 | | | | | 4 | | | | | 9 | | | | | 11 | | | | | - | | | | | 24 | 1,00 / 24 |
| 47 | | | | | 8 | | | | | 10 | | | | | 6 | | | | | - | | | | | 24 | 1,00 / 24 |
| 279 | | | | | 2 | | | | | 1 | | | | | 18 | | | | | - | | | | | 21 | 1,00 / 21 |
| 295 | | | | | 8 | | | | | 3 | | | | | 4 | | | | | - | | | | | 15 | 1,00 / 15 |
| 288 | | | | | 7 | | | | | 6 | | | | | 3 | | | | | - | | | | | 16 | 1,00 / 16 |
| 268 | | | | | 3 | | | | | 3 | | | | | 19 | | | | | - | | | | | 26 | 1,00 / 26 |
| - (von -72) | | | | | 1 | | | | | 2 | | | | | | | | | | | | | | | 3 | 0,50 / 3 |
| - (von 9 (67)) | | | | | 7 | | | | | 8 | | | | | 10 | | | | | - | | | | | 25 | 1,00 / 25 |
| - (von 220) | | | | | 4 | | | | | 1 | | | | | 1 | | | | | - | | | | | 6 | 1,00 / 6 |
| - (von 213)? | | | | | 4 | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | 5 | 0,50 / 5 |
| - (von 310)? | | | | | 2 | | | | | 2 | | | | | | | | | | | | | | | 4 | 0,50 / 4 |
| Jahr | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 74 Böcke |
| Anzahl Böcke | 24 | 28 | 33 | 43 | 49 | 24 | 28 | 33 | 41 | 47 | 20 | 27 | 33 | 40 | 43 | 19 | 26 | 32 | 36 | 41 | 19 | 26 | 32 | 36 | 41 | 160,5 Jahre<br>2,2 Jahre/Bock |
| Mittel Beobacht. | 8,1 | 13,1 | 5,7 | 12,6 | 5,2 | 12,0 | 10,4 | 5,6 | 7,5 | 6,4 | 9,5 | 13,3 | 5,1 | 12,1 | 9,9 | 9,1 | - | 4,7 | 5,1 | - | 41,6 | 43,9 | 24,1 | 45,3 | 23,3 | 5593 Beobachtg. |
| Maximal | 20 | 30 | 12 | 39 | 18 | 24 | 25 | 17 | 23 | 18 | 21 | 30 | 17 | 38 | 23 | 17 | - | 14 | 17 | - | 62 | 78 | 48 | 109 | 54 | 76 Beob./Bock |
| Minimal | 0 | 6 | 0 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | - | 7 | 15 | 9 | 5 | 2 | 34 Beob/Bock/Jahr |

Tabelle Anhang 5 a: Anzahl Beobachtungen im Rehgatter I Stammham 1972—1976. — Böcke.
(Ziffern unterstrichen = Böcke sind territorial).

Tier
OhrNr. 72 73 74 75 76 72 73 74 75 76 72 73 74 75 76 72 73 74 75 76 72 73 74 75 76 Jahre/Beobacht

| Tier | Winter | | | | | Frühjahr | | | | | Sommer | | | | | Herbst | | | | | ganzes Jahr | | | | | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| OhrNr. | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | Jahre/Beobachtg. |
| Geburtsjahr 1968 und früher | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| - | 3 | 6 | 0 | 4 | 4 | 2 | 0 | 2 | 1 | 2 | 2 | 3 | 1 | 1 | 6 | 5 | - | 3 | 5 | - | 12 | 9 | 6 | 11 | 12 | 4,75 / 50 |
| 373 | 6 | 11 | 5 | 10 | 6 | 10 | 16 | 8 | 11 | | 1 | 19 | 3 | 11 | | 11 | - | 7 | 11 | | 28 | 46 | 23 | 43 | 6 | 4,25 / 146 |
| 9 | 2 | 10 | 3 | 3 | 10 | 1 | 4 | 6 | 4 | 7 | 1 | 13 | 2 | 14 | 11 | 4 | - | 5 | 6 | - | 7 | 27 | 16 | 27 | 28 | 5,00 / 105 |
| 375 | 3 | 4 | 6 | 8 | 3 | 1 | 2 | 10 | 7 | 0 | 0 | 6 | 3 | 0 | 4 | 4 | - | 3 | 5 | - | 8 | 12 | 23 | 20 | 7 | 5,00 / 69 |
| 376 | 1 | 9 | 3 | 6 | 3 | 6 | 3 | 10 | 6 | 5 | 3 | 4 | 3 | 13 | 11 | 9 | - | 6 | 6 | - | 19 | 16 | 22 | 31 | 19 | 5,00 / 107 |
| 360 | 6 | 7 | | | | 9 | 6 | | | | 3 | 15 | | | | 6 | - | | | | 24 | 28 | | | | 2,00 / 52 |
| Geburtsjahr 1970 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 20 | 15 | 5 | 9 | 8 | | 14 | 14 | 24 | 11 | | 12 | 19 | 6 | 27 | | 13 | - | 4 | | | 53 | 38 | 43 | 46 | | 3,75 / 180 |
| 114 | 2 | 10 | 5 | 9 | | 7 | 5 | 3 | 3 | | 1 | 5 | 4 | | | 4 | - | 2 | | | 14 | 20 | 14 | 12 | | 3,50 / 60 |
| 107 | 9 | 8 | 4 | 4 | | 13 | 10 | 5 | | | 8 | 12 | 5 | | | 10 | - | 10 | | | 40 | 30 | 24 | 4 | | 3,25 / 98 |
| 126 | 1 | 4 | 11 | | | 3 | 11 | 7 | | | 8 | 15 | 5 | | | 6 | - | 4 | | | 18 | 30 | 27 | | | 3,00 / 75 |
| 104 | 8 | 13 | 7 | 30 | 16 | 6 | 4 | 9 | 19 | 11 | 8 | 11 | 8 | 31 | 9 | 11 | - | 4 | 11 | | 33 | 28 | 28 | 90 | 38 | 4,75 / 217 |
| 121 | 3 | 8 | | | | 1 | 3 | | | | 1 | 1 | | | | 3 | - | | | | 8 | 12 | | | | 2,00 / 20 |
| 131 | 6 | 8 | | | | 8 | 11 | | | | 4 | 2 | | | | 10 | | | | | 28 | 20 | | | | 1,50 / 48 |
| Geburtsjahr 1971 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 310 | 5 | 21 | 9 | 5 | 3 | 12 | 7 | 7 | 12 | 4 | 6 | 9 | 5 | 17 | 7 | 14 | - | 15 | 2 | - | 37 | 37 | 36 | 36 | 14 | 5,00 / 160 |
| 308 | 11 | 9 | 2 | 22 | 6 | 13 | 13 | 4 | 14 | 5 | 6 | 14 | 6 | 15 | 9 | 19 | - | 11 | 10 | - | 49 | 36 | 23 | 61 | 20 | 5,00 / 189 |
| 325 | 4 | 12 | 15 | 10 | 3 | 2 | 9 | 12 | 16 | 5 | 3 | 14 | 4 | 26 | 9 | 10 | - | 5 | 10 | - | 15 | 35 | 36 | 62 | 17 | 5,00 / 165 |
| 321 | 6 | 8 | 1 | 5 | | 1 | 9 | 2 | 10 | | 0 | 6? | 1 | 3 | | 2 | - | 7 | | | 9 | 23 | 11 | 18 | | 3,50 / 61 |
| 218 | 5 | 1 | 8 | 17 | | 10 | 10 | 5 | 8 | | 7 | 19 | 2 | 6 | | 11 | - | 14 | 2 | | 33 | 30 | 29 | 34 | | 4,00 / 126 |
| Geburtsjahr 1972 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 201 | | 7 | 9 | 7 | | | 9 | 12 | 11 | | | 21 | 3 | 3 | | | - | 10 | | | | 37 | 34 | 21 | | 2,50 / 92 |
| 220 | | 5 | 7 | 7 | 3 | | 8 | 6 | 4 | 6 | | 11 | 2 | 7 | 4 | | - | 4 | 5 | - | | 24 | 19 | 22 | 15 | 4,00 / 80 |
| 211 | | 1 | 6 | 16 | 4 | | 11 | 8 | 1 | 2 | | 9 | 6 | 9 | 2 | | - | 9 | 13 | | | 21 | 29 | 39 | 8 | 3,50 / 97 |
| 205 | | 11 | 5 | 7 | | | 10 | 6 | 3 | | | 14 | 7 | 9 | | | - | 3 | | | | 35 | 21 | 19 | | 2,50 / 75 |
| 206 | | 11 | 3 | 5 | 2 | | 8 | 7 | 4 | 6 | | 19 | 4 | 0 | 11 | | - | 2 | 5 | - | | 38 | 16 | 14 | 19 | 4,00 / 87 |
| 215 | | 9 | 6 | 25 | 11 | | 7 | 13 | 16 | 7 | | 16 | 3 | 14 | 14 | | - | 4 | 14 | - | | 32 | 26 | 69 | 32 | 4,00 / 159 |
| - | | 8 | 0 | 3 | 1 | | 8 | 9 | 10 | 4 | | 5 | 4 | 12 | 5 | | - | 1 | 6 | - | | 21 | 14 | 32 | 10 | 4,00 / 77 |
| 210 | | 6 | 6 | 0 | 6 | | 11 | 6 | 4 | 2 | | 10 | 1 | 0 | 1 | | - | 2 | 2 | - | | 27 | 15 | 6 | 9 | 4,00 / 57 |
| 254 | | 10 | 5 | 7 | 3 | | 6 | 10 | 6 | 7 | | 6 | 5 | 27 | 10 | | - | 11 | 6 | - | | 22 | 28 | 46 | 20 | 4,00 / 116 |
| 213 | | 9 | 4 | 5 | 0 | | 4 | 6 | 5 | 5 | | 6 | 2 | 8 | 1 | | - | 0 | 3 | - | | 19 | 12 | 21 | 6 | 4,00 / 58 |
| 212 | | 10 | 7 | 8 | 6 | | 13 | 10 | 12 | 10 | | 16 | 17 | 28 | 17 | | - | 10 | 10 | - | | 39 | 44 | 57 | 33 | 4,00 / 177 |
| Geburtsjahr 1973 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 45 | | | 5 | 20 | 17 | | | 12 | 13 | 11 | | | 2 | 32 | 13 | | | 4 | 19 | - | | | 23 | 84 | 41 | 3,00 / 148 |
| 88 | | | 8 | 10 | | | | 18 | 16 | | | | 4 | 24 | | | | 16 | 7 | | | | 46 | 57 | | 2,00 / 103 |
| 51 | | | 6 | 11 | | | | 14 | 13 | | | | 6 | 8 | | | | 13 | | | | | 39 | 32 | | 1,50 / 71 |
| 84 | | | 10 | | | | | 7 | | | | | 8 | | | | | | | | | | 25 | | | 0,75 / 25 |
| 55 | | | 7 | 9 | 3 | | | 3 | 13 | 2 | | | 1 | 17 | 5 | | | 3 | 1 | - | | | 15 | 40 | 10 | 3,00 / 65 |
| 61 | | | 3 | 8 | | | | 7 | 5 | | | | 4 | 5 | | | | 2 | 5 | | | | 16 | 73 | | 2,00 / 39 |
| 74 | | | 4 | 35 | 14 | | | 7 | 21 | 7 | | | 7 | 32 | 9 | | | 9 | 16 | - | | | 27 | 106 | 30 | 3,00 / 163 |
| 78 | | | 10 | 6 | 2 | | | 18 | 13 | 4 | | | 8 | 13 | 4 | | | 2 | 8 | - | | | 38 | 40 | 10 | 3,00 / 88 |
| Geburtsjahr 1974 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 97 | | | | 8 | 11 | | | | 9 | 7 | | | | 10 | 4 | | | | 6 | - | | | | 33 | 22 | 2,00 / 55 |
| 95 | | | | 1 | 5 | | | | 12 | 2 | | | | 5 | 1 | | | | 4 | - | | | | 22 | 8 | 2,00 / 30 |
| 91 | | | | 18 | 3 | | | | 19 | | | | | 20 | | | | | 26 | | | | | 83 | 3 | 1,25 / 86 |
| 90 | | | | 8 | 4 | | | | 13 | 0 | | | | 26 | 1 | | | | 4 | | | | | 51 | 5 | 1,50 / 56 |
| 99 | | | | 7 | | | | | 11 | | | | | 13 | | | | | 1 | | | | | 31 | | 0,75 / 31 |
| 86 | | | | 15 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 15 | | 0,25 / 15 |
| 79 | | | | 7 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 7 | | 0,25 / 7 |
| 73 | | | | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 3 | | 0,25 / 3 |
| 82 | | | | 21 | 6 | | | | 13 | 9 | | | | 16 | 10 | | | | 2 | - | | | | 53 | 25 | 2,00 / 78 |
| 277 | | | | 17 | | | | | 11 | | | | | 2 | | | | | | | | | | 30 | | 0,50 / 30 |
| Geburtsjahr 1975 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 93 | | | | | 4 | | | | | 9 | | | | | 12 | | | | | - | | | | | 25 | 1,00 / 25 |
| 266 | | | | | 3 | | | | | 8 | | | | | 17 | | | | | - | | | | | 38 | 1,00 / 38 |
| 279 | | | | | 2 | | | | | 19 | | | | | 25 | | | | | - | | | | | 46 | 1,00 / 46 |
| 270 | | | | | 3 | | | | | 8 | | | | | 21 | | | | | - | | | | | 42 | 1,00 / 42 |
| 100 | | | | | 2 | | | | | 2 | | | | | 6 | | | | | - | | | | | 10 | 1,00 / 10 |
| 256 | | | | | 14 | | | | | 7 | | | | | 16 | | | | | - | | | | | 37 | 1,00 / 37 |
| 248 | | | | | 6 | | | | | 8 | | | | | 16 | | | | | | | | | | 30 | 1,00 / 30 |
| 68 | | | | | 7 | | | | | 13 | | | | | 18 | | | | | - | | | | | 38 | 1,00 / 38 |
| 269 | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,25 / 1 |
| 9 | | | | | 3 | | | | | 2 | | | | | 2 | | | | | - | | | | | 7 | 1,00 / 7 |
| 230 | | | | | 5 | | | | | 9 | | | | | 11 | | | | | - | | | | | 25 | 1,00 / 25 |
| 395 | | | | | 3 | | | | | 10 | | | | | 7 | | | | | - | | | | | 20 | 1,00 / 20 |
| - (von 220) | | | | | 8 | | | | | 2 | | | | | 13 | | | | | - | | | | | 23 | 1,00 / 23 |
| - (von 308) | | | | | 4 | | | | | 7 | | | | | 8 | | | | | - | | | | | 19 | 1,00 / 19 |
| - (von 213) | | | | | 1 | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 0,50 / 2 |
| - (von 325) | | | | | 4 | | | | | 6 | | | | | 4 | | | | | - | | | | | 14 | 1,00 / 14 |
| Jahr | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 62 Weibchen |
| Anzahl Weibchen | 18 | 29 | 34 | 42 | 42 | 18 | 29 | 34 | 38 | 40 | 18 | 29 | 34 | 37 | 39 | 18 | 29 | 33 | 31 | 39 | 18 | 29 | 33 | 31 | 39 | 153 Jahre<br>2,46 Jahre/Tier |
| Mittel Beobacht. | 5.2 | 8.3 | 5.8 | 10.4 | 5.3 | 6.6 | 8.0 | 8.1 | 9.7 | 5.7 | 4.1 | 10.9 | 4.5 | 13.6 | 9.1 | 8.4 | - | 6.2 | 7.5 | - | 24.2 | 25.6 | 24.9 | 43.3 | 21.0 | 4443 Beobachtg. |
| Maximum | 15 | 21 | 15 | 35 | 17 | 14 | 16 | 24 | 21 | 19 | 12 | 21 | 17 | 32 | 25 | 19 | - | 16 | 14 | - | 53 | 46 | 46 | 106 | 46 | 72 Beob./Tier |
| Minimum | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | - | 1 | 1 | - | 7 | 9 | 6 | 6 | 6 | 29 Beob/Tier/Jahr |

Tabelle Anhang 5 b: Anzahl Beobachtungen im Rehgatter I Stammham 1972—1976. — W e i b c h e n.
(Ziffern unterstrichen = Weibchen sind im Frühjahr nicht trächtig bzw. im Sommer oder Herbst ohne Kitze).

a ) Böcke

| Geburts-jahr | Halsband-farbe | Ohrmarke Nummer | Halsband Symbol |
|---|---|---|---|
| 1966? | weiß | 352 | ♂ T |
| 1967? | weiß | 1 | ♂ ▲ |
| 1968? | weiß | 5 | ♂ = |
| 1967? | weiß | 157 | ♂ ■ |
| 1964? | weiß | 20 | ♂ – |
| 1967? | weiß | 380 | – |
| 1969 | weiß | 367 | ♂ ● |
| 1970 | schwarz | 124 | ♂ O |
| 1970 | schwarz | 133 | ♂ □ |
| 1970 | schwarz | 116 | ♂ nix |
| 1970 | schwarz | 123 | ♂ ⧗ |
| 1970 | schwarz | 115 | ♂ ☰ |
| 1970 | schwarz | 113 | ♂ T |
| 1970 | schwarz | 203 | ♂ rot |
| 1970 | schwarz | 120 | ♂ ▭ |
| 1970 | schwarz | 106 | ♂ △ |
| 1970 | schwarz | 119 | ♂ ▯▯ |
| 1971 | gelb | 309 | ♂ T |
| 1971 | gelb | 311 | ♂ nix |
| 1971 | gelb | 312 | ♂ = |
| 1971 | gelb | 313 | ♂ 50 |
| 1971 | gelb | 304 | ♂ ⧗ |
| 1971 | gelb | 319 | ♂ ▲ |
| 1971 | gelb | 314 | ♂ ● |
| 1971 | gelb | 315 | ♂ ■ |
| 1971 | gelb | 302 | ♂ II |
| 1972 | rot | 255 | ♂ ▯ |
| 1972 | – | – | ♂ un |
| 1972 | rot | 253 | ♂ O |
| 1972 | rot | 202 | ♂ ▭ |
| 1972 | rot | 214 | ♂ ▯▯ |
| 1972 | rot | 217 | ♂ ⧗ |
| 1972 | rot | 207 | ♂ ☰ |
| 1972 | rot | 219 | ♂ △ |
| 1972 | rot | 216 | ♂ nix |
| 1973 | Latz | 81 | ♂ K H |
| 1973 | Latz | 85 | ♂ K T |
| 1973 | Latz | 52 | ♂ K ⧗ |
| 1973 | Latz | 67 | ♂ K □ |
| 1973 | Latz | 36 | ♂ K O |
| 1973 | Latz | 80 | ♂ K I |
| 1973 | Latz | 57 | ♂ K ▯ |
| 1973 | – | – | ♂ K un |
| 1974 | orange | 92 | ♂ ■ |
| 1974 | orange | 83 | ♂ I |
| 1974 | orange | 98 | ♂ I |
| 1974 | orange | 89 | ♂ = |
| 1974 | orange | 100 | ♂ II |
| 1974 | orange | 94 | ♂ ■ |
| 1974 | orange | 93 | ♂ – |
| 1974 | orange | 96 | ♂ ● |
| 1974 | orange | 82 | ♂ / |
| 1974 | orange | 87 | ♂ = |
| 1974 | orange | 71 | ♂ H |
| 1974 | orange | 76 | ♂ I |
| 1974 | – | (von 325) | A |
| 1974 | orange | 233 | ♂ T |
| 1974 | orange | 46 | ♂ ▲ |
| 1974 | – | (von 201) | B |
| 1974 | – | (von 325) | C |
| 1975 | weiß,breit | 34 | ♂ ● |
| 1975 | weiß,breit | 87 | ♂ I |
| 1975 | weiß,breit | 278 | ♂ ■ |
| 1975 | weiß,breit | 276 | – |
| 1975 | weiß,breit | 272 | ♂ T |
| 1975 | weiß,breit | 262 | ♂ = |
| 1975 | weiß,breit | 296 | ♂ ▲ |
| 1975 | weiß,breit | 293 | ♂ / |
| 1975 | weiß,breit | 39 | ♂ – |
| 1975 | weiß,breit | 294 | ♂ II |
| 1975 | weiß,breit | 47 | ♂ ⧗ |
| 1975 | weiß,breit | 279 | ♂ ●● |
| 1975 | weiß,breit | 295 | ♂ V |
| 1975 | weiß,breit | 288 | ♂ + |
| 1975 | weiß,breit | 268 | ♂ L |
| 1976 | schwarz,br. | 247 | ♂ X |
| 1976 | schwarz,br. | 290 | ♂ △ |
| 1976 | schwarz,br. | 99 | ♂ ▯ |
| 1976 | schwarz,br. | 252 | ♂ T1 |
| 1976 | schwarz,br. | 243 | ♂ T2 |
| 1976 | schwarz,br. | 284 | ♂ □ |
| 1976 | schwarz,br. | 276 | ♂ ▯▯ |
| 1976 | schwarz,br. | 231 | ♂ ☰ |
| 1976 | schwarz,br. | 70 | ♂ ⊘ |
| 1976 | schwarz,br. | 283 | ♂ ☰ |
| 1976 | schwarz,br. | 286 | ♂ / |
| 1976 | schwarz,br. | 54 | ♂ ▭ |
| 1976 | schwarz,br. | 237 | ♂ nix |
| 1976 | schwarz,br. | 89 | ♂ OO |
| 1976 | – | 253 | – |

Tabelle Anhang 6: Zur Identifikation der Reh-Individuen aus dem Rehgatter nach Geburtsjahrgang, Ohrmarken-Nummer, Halsbandfarbe und Halsband-Symbol.

b) Weibchen

| Geburts-jahr | Halsband-farbe | Ohrmarke Nummer | Halsband Symbol |
|---|---|---|---|
| 1967? | weiß | – | ♀ ● |
| 1965? | weiß | 373 | ♀ ▲ |
| 1967? | weiß | 9 | ♀ ■ |
| 1968? | weiß | 375 | ♀ ⧗ |
| 1968? | weiß | 376 | ♀ T |
| 1965? | weiß | 360 | ♀ I |
| 1965? | weiß | 353 | ♀ nix |
| 1970 | grün | 20 | ♀ Z |
| 1970 | schwarz | 114 | ♀ ▯ |
| 1970 | schwarz | 107 | ♀ □ |
| 1970 | schwarz | 126 | ♀ ▭▭ |
| 1970 | schwarz | 104 | ♀ 1 |
| 1970 | schwarz | 121 | ♀ ▭ |
| 1970 | schwarz | 131 | ♀ △ |
| 1970 | schwarz | – | ♀ ▯▯ |
| 1971 | gelb | 310 | ♀ T |
| 1971 | gelb | 308 | ♀ nix |
| 1971 | gelb | 306 | ♀ = |
| 1971 | gelb | 303 | ♀ — |
| 1971 | gelb | 325 | ♀ ⧗ |
| 1971 | gelb | 321 | ♀ ▲ |
| 1971 | gelb | 326 | ♀ ● |
| 1971 | gelb | 218 | ♀ II |
| 1972 | rot | 201 | ♀ ○ |
| 1972 | rot | 220 | ♀ △ |
| 1972 | rot | 205 | ♀ ▭ |
| 1972 | rot | 211 | ♀ ▭▭ |
| 1972 | rot | 206 | ♀ ▯ |
| 1972 | rot | 215 | ♀ ▯▯ |
| 1972 | rot | – | ♀ □ |
| 1972 | rot | 210 | ♀ ■ |
| 1972 | rot | 254 | ♀ ⧖ |
| 1972 | rot | 213 | ♀ nix |
| 1972 | rot | 212 | ♀ T |
| 1973 | Latz | 45 | ♀K ▯ |
| 1973 | Latz | 88 | ♀K ⧖ |
| 1973 | Latz | 51 | ♀K ▯▯ |
| 1973 | Latz | 84 | ♀K H |
| 1973 | Latz | 55 | ♀K E |
| 1973 | Latz | 61 | ♀K ○○ |
| 1973 | Latz | 74 | ♀K T |
| 1973 | Latz | 78 | ♀K ✚ |
| 1973 | Latz | 75 | ♀K ▭ |
| 1973 | Latz | 44 | ♀K ▭▭ |
| 1973 | – | 253 | — |
| 1974 | orange | 97 | ♀ nix |
| 1974 | orange | 95 | ♀ ● |
| 1974 | orange | 91 | ♀ II |
| 1974 | orange | 90 | ♀ — |
| 1974 | orange | 99 | ♀ ▲ |
| 1974 | orange | 86 | ♀ I |
| 1974 | orange | 79 | ♀ / |
| 1974 | orange | 73 | ♀ T |
| 1974 | orange | – | ♀ H |
| 1974 | orange | 82 | ♀ ⧗ |
| 1974 | orange | 277 | ♀ ■ |
| 1975 | weiß,breit | 93 | ♀ ▲ |
| 1975 | weiß,breit | 266 | ♀ I |
| 1975 | weiß,breit | 279 | ♀ ● |
| 1975 | weiß,breit | 270 | ♀ ⧗ |
| 1975 | weiß,breit | 100 | ♀ = |
| 1975 | weiß,breit | 256 | ♀ T |
| 1975 | weiß,breit | 248 | ♀ II |
| 1975 | weiß,breit | 68 | ♀ — |
| 1975 | weiß,breit | 269 | ♀ ■ |
| 1975 | weiß,breit | 9 | ♀ / |
| 1975 | weiß,breit | 230 | ♀ V |
| 1975 | weiß,breit | 395 | ♀ ●● |
| 1976 | schwarz,br. | 298 | ♀ ○ |
| 1976 | schwarz,br. | 246 | ♀ ▯ |
| 1976 | schwarz,br. | 56 | ♀ ▭▭ |
| 1976 | schwarz,br. | 29 | ♀ ▯▯ |
| 1976 | schwarz,br. | 299 | ♀ ▭▭ |
| 1976 | schwarz,br. | 249 | ♀ △ |
| 1976 | – | 287 | — |



**SPIXIANA – ZEITSCHRIFT für ZOOLOGIE**

erscheint im Selbstverlag der
Zoologischen Staatssammlung München

Ein Jahresabonnement kostet 100,– DM oder 50 US-$. Supplementbände werden gesondert nach Umfang berechnet. Mitglieder der „Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" können die Zeitschrift zum ermäßigten Preis von 40,– DM beziehen.

**SPIXIANA – Journal of Zoology**

is edited by
The State Zoological Collections München

Annual subscription rate is 50 US-$ or any internationally convertible currency in the value of 100,– DM. Supplements are charged at special rates depending on the number of printed pages. Members of the "Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" may order the journal at the reduced rate of 40,– DM.

Bestellungen sind zu richten an die
Orders should be addressed to the library of the

Zoologische Staatssammlung München
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**Hinweise für Autoren**

Die Manuskripte sollen in zweifacher Ausfertigung eingereicht werden. Sie sollen einseitig und weitzeilig mit mindestens vier cm breitem Rand geschrieben sein. Sie müssen den allgemeinen Bedingungen für die Abfassung wissenschaftlicher Manuskripte entsprechen. Für die Form der Manuskripte ist die jeweils letzte Ausgabe der SPIXIANA maßgebend und genau zu beachten. Eine englische Zusammenfassung ist der Arbeit voranzustellen. Tabellen sind, wie auch die Abbildungsvorlagen, gesondert beizufügen. Der Gesamtumfang eines Beitrages sollte nicht mehr als 2 Druckbogen (32 Druckseiten), Kurzbeiträge weniger als 3 Druckseiten umfassen.

Die Herausgabe dieser Zeitschrift erfolgt ohne gewerblichen Gewinn. Mitarbeiter und Herausgeber erhalten kein Honorar. Die Autoren bekommen 50 Sonderdrucke gratis, weitere können gegen Berechnung bestellt werden.

**Notice to Contributors:**

The manuscript should be presented in two complete copies. It must be typed on one side of the paper only and double spaced with a margin of at least four centimeters. It should correspond to the universal composition of scientific manuscripts. The form should observe the SPIXIANA standard outlay set up in the previous issue. An English abstract should precede the paper. Tables, graphs and illustrations must be enclosed separately. The total text of a contribution should not exceed two galley proofs (32 printed pages). Short contributions consist of less than three printed pages.
The publication of this journal ensues without material profit. Co-workers and publishers receive no payment. The authors get 50 reprints free of charge and more may be ordered on payment.

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

Bisher erschienen:

Band 1

(drei Hefte) 328 Seiten, 1977–1978

Supplementband 1

Gustav Peters:

Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden.

206 Seiten und 80 Seiten mit 324 Abbildungen und 20 Tabellen, 1978.




# SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

# Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas

(Systematik, Ökologie, Verbreitung und Produktionsbiologie)

## Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire

Von Jens Lehmann

| SPIXIANA | Supplement 3 | München, 1. September 1979 | ISSN 0343-5512 |
| --- | --- | --- | --- |

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis in Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.



Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**SPIXIANA – Journal of Zoology**
published by
**The State Zoological Collections München**

Aus der Landesanstalt für Fischerei NW, Albaum

# Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas

## (Systematik, Ökologie, Verbreitung und Produktionsbiologie)

## Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire

Von **Jens Lehmann**

| SPIXIANA | Supplement 3 | München, 1. September 1979 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|

Diese Arbeit wurde erstellt und gedruckt
mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft
aus Sondermitteln des Bundesministeriums
für Forschung und Technologie.

---

Adresse des Autors: Dr. Jens Lehmann,
Landesanstalt für Fischerei, Nordrhein-Westfalen,
D-5942 Kirchhundem 1, Albaum.

# Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas
## (Systematik, Ökologie, Verbreitung und Produktionsbiologie)

### Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire

Von **Jens Lehmann**


#### Abstract

Chironomids from running waters of Central Africa (Diptera)
(Systematic, Ecology, Distribution and Production Biology)
Part 1: Region of Kivu, East-Zaire

A plastic tent for studying the emergence was built over the mountain river Kalengo (Central Africa, region of Kivu, East-Zaire). The tent covered an area of 8,90 m$^2$ of the stream. This investigation deals with the chironomids (Diptera) under taxonomical, systematical and ecological aspects. The production of biomass is also treated. The investigation of 36.144 specimens of 16 daily rates of emergence a month from April 1972 to March 1973 turned out the following results:

1. In total, 46 species were noticed. 23 new species are described. All species — the majority with the stages of their metamorphosis — are examined in detail. Information about ecology, phylogenetic relationship and distribution are given.

2. The emergence of the Kalengo contained 5 Tanypodinae — (5 species), 14 Orthocladiinae — (24 species), and 8 Chironominae — genera (17 species).

3. The multiplicity of species is not greater but probably a little smaller in running waters of the Ethiopis than in streams of the Holarctis.

4. The subfamily Orthocladiinae does not dominate in the Kalengo. If the number of the individuals is considered, the subfamily Chironominae is the most important. This displacement is mainly done by *Microtendipes numerosus*, which gives nearly 50 % of the biomass of chironomid-emergence.

5. The number of the total chironomid-emergence approximately amounts to 70.300 specimens.

6. There are 8 species, which dominate clearly. Especially *Microtendipes numerosus*, *Nanocladius jannae* and *Paratrichocladius micans* present the most individuals.

7. It is difficult to discuss the phenology also of the most frequent species, because the Kalengo has no important change of water level and temperature during the whole year. *Microtendipes numerosus* and *Nanocladius jannae* show an increase in the rate of emergence during the dry season. The larvae of these both species live on stones in strongly running water. The pupae are probably in special danger by the cloudbursts during the rainy season. So these species have their main flying periods in the dry seasons. The three, also common species *Polypedilum majiis*, *P. brunneicornis* and *P. melanophilus* show an increased flying in the rainy season. The larvae of these species live on lenitic banks of the stream, protected by trees and other plants of the embankment. Additionally many organic, allochthonous substances for food comes into the river, because the cloud-bursts are accompanied by strong squalls. So we have an increased development of these species in the rainy season.

The maxima of the emergence of single species cannot be interpreted as real separated generations, because almost all species fly during the whole year. Probably we only have increased phases of the phenology at certain times.

8. The sex-ratio of the most common species was nearly 1 : 1. But some species showed a strict divergence of this ratio.

9. In spite of their small size the chironomids participate much in biomass, because they appear in a high number of individuals. The chironomids take the second place after the Ephemeroptera. But the chironomids probably have to be considered the most dominant group, because there is a very high percentage of losses when collecting the emergence of these insects. The number of individuals was 7.900 animals $m^2$ a year. This rate corresponds to that known of the streams of Europe.

10. Many of the chironomids which were found in the Kalengo are distributed in many regions of Africa south of the Sahara. It is probable that this family of Diptera already has existed since the end of the Mesozoic. So we can see a narrow relationship between the fauna of the Ethiopis and the Holarctis. *Eukiefferiella calvescens,* a very common species of the Palearctis, is widely distributed in Africa. Some other species are probably also identical with species of the Palearctis or even of the Nearctis.

That is why the distribution of the African chironomids cannot have taken place only from a certain region in Africa. The settlement in Africa by the chironomids must nearly have been finished before the isolation of Africa from Europe and Asia by the Sahara, the Red Sea and the waste of Saudi-Arabia.

## Inhaltsverzeichnis

## 1.0 Einleitung

Von April 1972 bis einschließlich März 1973 wurde das Chironomidenmaterial aus einer Emergenzfalle gesammelt, die über einem zentralafrikanischen Bergbach (Kalengo) westlich des Kivu-Sees (Zaire) errichtet wurde. Zusätzlich führte ich dort separate Aufzuchten von Larven und Puppen durch. Die Untersuchungen fanden im Rahmen des von der Volkswagenstiftung getragenen Forschungsprogrammes „Ökologische Untersuchungen an Montan- und immergrünen Regenwäldern Zentralafrikas“ am Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale (I. R. S. A. C., Zaire) in Lwiro, 40 km nordwestlich der am Kivu-See gelegenen Stadt Bukavu, statt.

Die produktionsbiologischen Aspekte der Gesamtemergenz vom Kalengo wurden von Herrn Prof. Dr. K. Böttger (Universität Kiel), die Köcherfliegen-Emergenz von Herrn Dipl.-Biol. B. Statzner durchgeführt und bereits veröffentlicht (Böttger 1975, Statzner 1976).

Im Jahre 1975 habe ich mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft in der Nähe von Kisangani (ehemals Stanleyville) ebenfalls eine Emergenzfalle über einem Urwaldbach errichtet und zusätzlich separat durchgeführte Aufzuchten von Chironomiden-Jugendstadien vorgenommen. Diese Untersuchungen im zentralen Kongobecken erstreckten sich von März bis Dezember 1975. Die Ergebnisse werden in einem Teil II veröffentlicht werden.

Im Frühjahr 1977 hatte ich Gelegenheit, im Office de La Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Bouaké, Elfenbeinküste, für drei Wochen die Chironomidensammlung von Westafrika (Coll. Dejoux) einzusehen, um zusätzliche Aussagen über die Verbreitung gewisser Chironomidenarten machen zu können.

An dieser Stelle sei sowohl der Volkswagenstiftung wie auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft vielmals für die finanziellen Unterstützungen gedankt. Mein besonderer Dank gilt meinem Kollegen und Freund Herrn St. Orts, zur Zeit Dozent für Herpetologie an der Universität Kisangani, ohne dessen Hilfe die beiden Projekte in Zaire nicht oder nur sehr unvollständig hätten durchgeführt werden können.

## 2.0 Der heutige Wissensstand über die Chironomiden Afrikas

Die ersten Beschreibungen afrikanischer Chronomiden stammen von J. J. Kieffer vom Anfang des 20. Jahrhunderts. Diese Arbeiten entsprechen jedoch nicht mehr den heutigen Anforderungen und weisen somit weitgehend nur noch einen historischen Wert auf. Bereits noch zur Zeit Kieffers hat M. Goetghebuer ebenfalls begonnen, Neubeschreibungen von Chironomidenarten aus der Aethiopis zu veröffentlichen. Auch diese Arbeiten sind nur noch zum geringeren Teil als für die Praxis brauchbar anzusehen. Weder Kieffer noch Goetghebuer haben das von ihnen beschriebene Material selbst gesammelt. Erst P. Freeman hat dann zwischen 1950 und 1960 umfangreiche und zusammengefaßte Studien über die Chironomiden Afrikas südlich der Sahara publiziert. Diese Arbeiten haben noch heute als „Standardwerke" über afrikanische Chironomiden zu gelten, obwohl lediglich Imagines ohne ihre Metamorphosestadien beschrieben werden. Ökologische Angaben werden nicht gemacht. Auch sind die Artbeschreibungen oftmals nicht ausführlich genug. Freeman hat ebenfalls nur an das Britische Museum übersandtes Material bearbeitet.

Spätere Autoren, die gründliche Untersuchungen in Afrika persönlich an Ort und Stelle durchführten, haben fast ausschließlich stehende Gewässer untersucht. Hier sind vor allen Dingen die Arbeiten von T. Petr über den Voltasee in Ghana, von McLachlan aus Rhodesien und Malawi, sowie die Veröffentlichungen von J. Dejoux vom Tschad zu nennen. Dejoux hat neben Harrison, der 1971 eine kurze Liste zur Verbreitung einiger Tanypodinenarten aufstellte, als einer der ersten Autoren den Versuch unternommen, einen Überblick über die Verbreitung der Chironomiden Afrikas zu geben (siehe Literaturverzeichnis).

Über die Chironomidenfauna afrikanischer Fließgewässer lag bis heute nur eine einzige eingehendere Untersuchung von Scott (1958) aus Südafrika vor.

Die vorliegende Arbeit versucht somit, diese Wissenslücke ein wenig weiter zu schließen.

## 3.0 Das Kivu-Gebiet, Ostzaire

### 3.1 Topographische, geologische und klimatische Charakterisierung des engeren Untersuchungsraumes

Der engere Untersuchungsraum liegt im Bereich der westlichen Begrenzung des Zentralafrikanischen Grabens in einer Höhenlage um 1800 m (2,5° südlicher Breite). Die Fließgewässer des westlichen Teiles dieses Gebietes gehören bereits zum Einzugsgebiet des Kongobeckens, die Bäche und Flüsse des östlichen Teiles fließen in Richtung des Kivu-Sees.

Die niederschlagsreichste Zeit mit meist 180—200 mm Niederschlag pro Monat als ausgeprägte Regenzeit liegt zwischen Februar und April sowie zwischen Oktober und Dezember. Die Trockenzeit mit meist 30—70 mm Niederschlag pro Monat reicht somit von Mai bis Ende September, wobei Mai und September Übergangsmonate darstellen. Eine sogenannte „kleinere" Trockenzeit ist noch im Januar zwischengeschaltet. Verschiebungen der Regen- und Trockenzeiten um ganze Monate treten bisweilen auf, so auch im Jahre 1972 (siehe Abb. 247). Die durchschnittliche Jahresniederschlagsmenge, die zum großen Teil in Form von Gewitterregen fällt, beträgt in dem hier abgehandelten Gebiet 1500—1700 mm. Die mittlere Jahres-

temperatur liegt bei 18,6° C (tropisch-gemäßigtes Klima). Die mittlere tägliche Temperaturamplitude liegt bei 10,8° C. Die jahreszeitlichen Schwankungen der mittleren Monatstemperaturen betragen maximal 0,9° C. Die maximale Änderung der Tageslänge beträgt 16 Minuten.

Der geologische Untergrund besteht vorwiegend aus basaltischem Lavaboden. Der Wald ist in diesem Gebiet bereits weitgehend durch Bananenpflanzungen sowie durch kleinere, eingesprengte Mais-, Zuckerrohr- und Maniokfelder verdrängt worden. Eine intensive Viehhaltung findet hier nicht statt.

Das Untersuchungsgebiet gehört zum floristisch-faunistischen Übergangsgebiet, das zwischen Kongobecken und dem ostafrikanischen Raum liegt.

### 3.2 Der Bach „Kalengo“

Der Kalengo, über dem auf dem Gelände des I. R. S. A. C. das Emergenzhaus errichtet wurde, entspringt mit zwei Quellen auf der Ostseite der westlichen Begrenzung des Zentralafrikanischen Grabens und fließt in Richtung des Kivu-Sees. Die Quellen des Baches liegen in einer Höhe von ca. 1800 m; der Wasserspiegel des Kivu-Sees liegt bei 1460 m ü. M.



Abb. 1 Der Bach Kalengo im Bereich der Emergenzuntersuchungen von 1972/73.

Der Bach hat im Bereich des Emergenzhauses im Durchschnitt eine Breite von 2 m und eine Wassertiefe von 7—10 cm. Während der Trockenzeit fällt der Wasserstand des Kalengos im Untersuchungsbereich nicht merklich unter das Regenzeitniveau, da die Schüttung der beiden nahegelegenen Quellen das ganze Jahr über weitgehend konstant bleibt.

Der Bachgrund weist wenig Lockermaterial auf und besteht somit fast ausschließlich aus anstehendem Lavagestein. Wasserpflanzen fehlen im Untersuchungsbereich. Die Ufer sind vorwiegend von breiten Elefantengras-Gürteln *(Pennisetum purpureum)* umsäumt, sowie zum Teil auch von dichten Büschen und Bäumen (hauptsächlich *Eucalyptus*-Arten); siehe Abb. 1.

Die Beeinflussung des Baches durch die einheimische Bevölkerung kann als gering angesehen werden, wenn man von der bereits vollzogenen Vernichtung des Primärwaldes absieht. Die durchschnittliche Wassertemperatur liegt bei 20° C.

Einige Werte einer Wasseranalyse vom Februar 1972:

pH 7,6; SBV 2,8; Gesamthärte 8 dH°; $0_2$ 8,4 mg/l; freies $CO_2$ nicht vorhanden; Leitfähigkeit 235 $\mu S_{20}$; siehe auch Tabelle I (Böttger 1975: 4 und 7).

## 4.0 Untersuchungsverfahren

### 4.1 Methodik und Material

Eine Methode zur Erfassung der sog. Emergenz für produktionsbiologische Analysen von Fließgewässern, die im größeren Maßstab zuerst von Illies und Mitarbeitern des Max-Planck-Institutes für Limnologie in Schlitz/Hessen an mitteleuropäischen Bächen angewandt wurde, konnte in Afrika an dem Bach Kalengo nachvollzogen werden.

Über die Gewinnung der Emergenz und ihre Aussagekraft im Hinblick auf produktionsbiologische Bestimmungen ist in der Veröffentlichungsreihe „Schlitzer produktionsbiologische Studien“ bereits ausführlich berichtet worden. Hier sei deshalb lediglich Illies (1971: 17—18) zitiert, der den Begriff „Emergenz“ wie folgt definiert:

„Wir verstehen darunter die Gesamtmenge adulter Insektenimagines, die während eines Jahres aus einem exakt definierten Abschnitt des Fließgewässers schlüpft. Diese Fraktion der organischen Produktion geht dem Biotop normalerweise weitgehend verloren ("loss of adults to the terrestrial habitat", Bishop & Hynes 1969 b), stellt gewissermaßen einen Produktionsüberschuß dar und ist zugleich ein gesetzmäßiger Teil dieser Produktion (s. Abb. 2). Zusammen mit dem Zuwachs der Endkonsumenten (Fischproduktion) stellt die Emergenz den Anteil der Gesamtproduktion dar, der sich der "standing biomass" als jährlicher Überschuß ("turnover") überlagert. Zugleich ist die Emergenz selbst nichts anderes als eine fraktionierte Variante dieser "standing biomass" und macht daher auch diese methodisch faßbar. Ist die Emergenz exakt gemessen, so fehlt nur noch die Kenntnis der Verlustrate ihrer Mitglieder während der Larvenzeit, um die gesamte organische Produktion dieser Benthos-Gruppe zu errechnen. Bei der Ermittlung dieser Verlustrate liegen zwar weiterhin große methodische Probleme vor, doch hilft die Messung der jährlichen Emergenz auf diesem Wege insofern, als sie die exakten Enddaten liefert, d. h. die Anzahl der Individuen pro Flächeneinheit, die ihre gesamte Entwicklung ungestört (und unkonsumiert!) durchlaufen haben. (Zweifellos ist nicht die gesamte Emergenz endgültig für den Biotop verloren, sondern ein Teil kehrt zur Eiablage oder als Oberflächendrift — Thomas 1970 — in den Produktionskreislauf zurück, doch ist dieser Anteil leicht meßbar und kann daher voll berücksichtigt werden, wie in Abb. 2 angedeutet wurde.)“

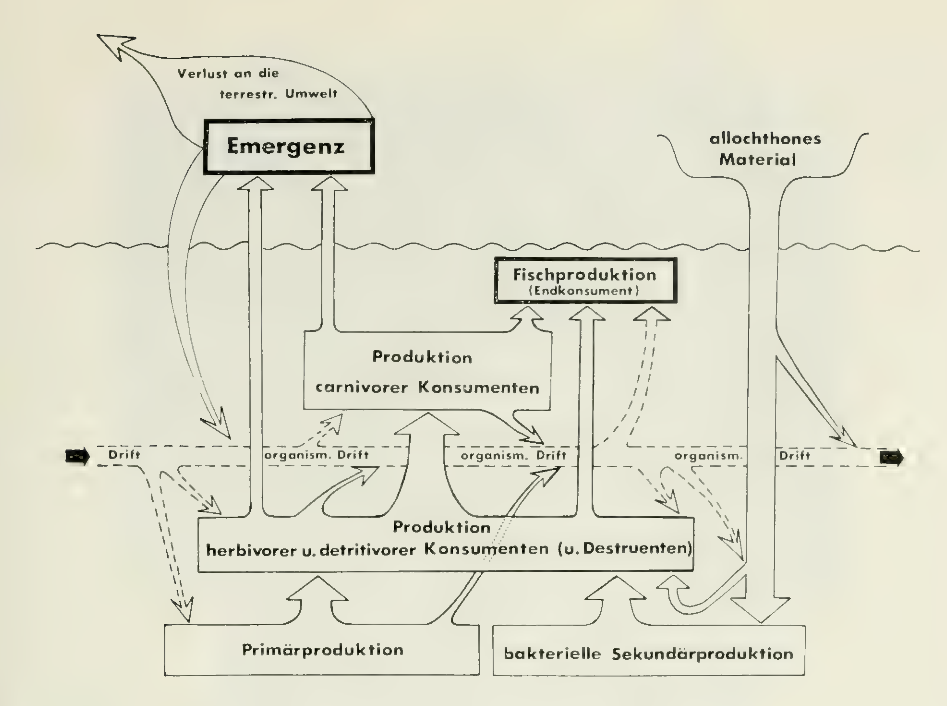



Abb. 2 Schematische Darstellung des Energieflusses in einem Bach. (Stark umrandet: leicht meßbare Endfraktionen). Aus Illies 1971.

Neben den produktionsbiologischen Aspekten kann die Emergenz mit gewissen Einschränkungen auch für die Erfassung der Flugzeiten und der Generationszahl einzelner Arten ausgewertet werden.

Ein mit Plastikfolie und feiner Perlongaze bespanntes Holzhaus wurde als Emergenzfalle über den bereits beschriebenen Bereich des Kalengos errichtet. Die Länge der vom Haus überspannten Wasserfläche betrug 4,30 m und die Breite 2,07 m. Die gesamte vom Emergenzhaus überspannte Fläche des Baches betrug somit 8,90 qm. Die Bereiche des Litorals wurden hierbei nicht mehr erfaßt; siehe Abb. 3—4.

Die geschlüpften Insekten wurden täglich vormittags je nach Zahl der Tiere über einen Zeitraum von 1—2½ Stunden mittels eines Exhaustors abgesammelt und in 70 proz. Alkohol fixiert (siehe Abb. 5).

Eine ausführliche Beschreibung der Konstruktion des Emergenzhauses ist bei Böttger (1975: 5—6) zu finden.

Das so von April 1972 bis einschließlich März 1973 gewonnene Chironomidenmaterial wurde von mir ausgewertet, wobei pro Monat 16 Tagesfänge bearbeitet wurden. Die von mir nicht berücksichtigten 14 bzw. 15 Tagesfänge pro Monat waren in nicht ganz regelmäßiger Abfolge auf Anfang, Mitte und Ende des jeweiligen Monats verteilt. Jeder bearbeitete Tagesfang wurde qualitativ nach Arten und — soweit möglich — nach Geschlecht sowie quantitativ nach Zahl der jeweiligen Arten und Gesamtartenzahl aufgeschlüsselt.



Abb. 3 Emergenzhaus am Kalengo. Außenansicht vom linken Ufer her.

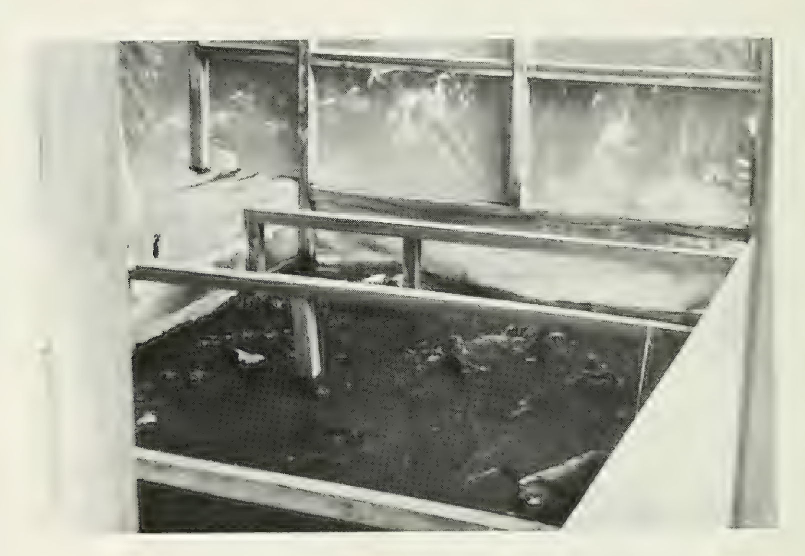


Abb. 4 Emergenzhaus, Innenansicht bachaufwärts.



Abb. 5 Laborant beim Absammeln der geschlüpften Insekten im Emergenzhaus.

Zusätzlich wurde eine künstliche Aufzuchtanlage für Larven und Puppen ca. 400 m unterhalb des Emergenzhauses am Ufer des Kalengos errichtet. Diese Aufzuchtanlage bestand aus einer aus Holz und Drahtgitter konstruierten Fließrinne, die permanent und regulierbar mit frischem Kalengowasser gespeist wurde. In die Fließrinne wurden Aufzuchtbehälter aus Plastik, die jeweils mit zwei großen Perlongaze-Fenstern an jeder Seite versehen waren, in sukzessiver Anordnung eingehängt (siehe Abb. 6—7). Die Maschenweite der Perlongaze für die Fenster betrug 160—200 μ. Jede Aufzuchtbox war mit einem lichtdurchlässigen Plastikdeckel verschlossen.

Aus diesen Zuchtbehältern wurden von April bis Dezember 1972 zweimal täglich die geschlüpften Imagines und deren Puppenhäute sowie zum Teil Häutungsreste der Larven ausgesammelt (siehe hierzu auch LEHMANN 1971: 468—469).

Das Chironomidenmaterial wurde anschließend in 70 % Alkohol fixiert. Das weitere Präparationsverfahren ist ausführlich bei SCHLEE (1966) und REISS (1968: 185) beschrieben. Über die Meßtechniken an den Tieren siehe STRENZKE (1959: 4) und FITTKAU (1962: 17 und 24).

Zur Morphologie der Chironomiden sei auf die ausgezeichnete, ausführliche Arbeit von HIRVENOJA (1973: 5—40) verwiesen.





Abb. 6 Fließrinne mit Aufzuchtboxen für die Chironomidenlarven und Chironomidenpuppen am Ufer des Kalengos.

Abb. 7 Blick in die Fließrinne mit den einzeln eingehängten Aufzuchtkästen.

## 4.2 Fehlerdiskussion

Ausführliche, allgemeine Darlegungen der Vorteile und Fehler bei der Emergenzauswertung sowie über Emergenzmessungen in Fließgewässern im Vergleich zu anderen quantitativen Meßmethoden sind in den Publikationen der „Schlitzer produktionsbiologischen Studien" zu finden, insbesondere bei Ringe (1974: 218—223). An dieser Stelle sei deshalb lediglich auf die Fehlerquellen eingegangen, die vermutlich insbesondere bei der Emergenz des Kalengos zusätzlich eine wesentliche Rolle gespielt haben.

Unter den Chironomiden traten sehr viele außerordentlich kleine Arten auf. Diese wurden deshalb oftmals von den Laboranten beim Absammeln übersehen, wie ich bei Nachkontrollen immer wieder feststellen mußte. Insbesondere die winzigen Arten der Gattungen *Parakiefferiella, Corynoneura, Thienemanniella* etc. sowie die Mehrzahl der kleinen *Tanytarsini*-Species zeigten zudem noch die Tendenz, sich bevorzugt an schwer zugänglichen und schlecht einsehbaren Stellen zu sammeln. Weiterhin war es leider unumgänglich, daß sich drei Laboranten wöchentlich beim Ab-

Tabelle I

Luft- und Wassertemperaturen im Kalengo-Emergenzhaus April 1972 — Juli 1973 (Werte auf- bzw. abgerundet auf ganze °C)

| Temperatur Monat | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| a) Lufttemperatur | | | | | | | | | | | | | | | | |
| absolutes Tagesmaximum | 27 | 36 | 27 | 27 | 26 | 29 | 28 | 29 | 38 | 34 | 33 | 31 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| absolutes Tagesminimum | 14 | 16 | 13 | 13 | 14 | 14 | 15 | 13 | 14 | 14 | 14 | 13 | 14 | 14 | 14 | 13 |
| mittleres Tagesmaximum | 24 | 25 | 24 | 24 | 24 | 26 | 26 | 26 | 30 | 30 | 29 | 28 | 26 | 26 | 26 | 26 |
| mittleres Tagesminimum | 16 | 16 | 15 | 15 | 15 | 15 | 16 | 16 | 16 | 16 | 16 | 15 | 16 | 16 | 15 | 15 |
| durchschnittliche Tages-schwankung | 8 | 9 | 9 | 9 | 9 | 11 | 10 | 10 | 14 | 14 | 13 | 13 | 10 | 10 | 11 | 11 |
| b) Wassertemperatur | | | | | | | | | | | | | | | | |
| absolutes Tagesmaximum | — | — | — | — | 21 | 22 | 22 | 22 | 22 | 22 | 22 | 22 | 22 | 21 | 21 | 21 |
| absolutes Tagesminimum | — | — | — | — | 16 | 17 | 16 | 17 | 15 | 17 | 17 | 16 | 17 | 18 | 17 | 16 |
| mittleres Tagesmaximum | — | — | — | — | 20 | 20 | 21 | 21 | 20 | 20 | 21 | 20 | 20 | 20 | 20 | 20 |
| mittleres Tagesminimum | — | — | — | — | 17 | 17 | 18 | 18 | 17 | 18 | 18 | 18 | 18 | 18 | 18 | 17 |
| durchschnittliche Tages-schwankung | — | — | — | — | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 |

sammeln des Emergenzmaterials abwechselten. Somit muß hierbei eine weitere, „menschlich-individuell" bedingte Fehlerquelle vermutet werden.

Wie bereits ausgeführt, konnten die geschlüpften Tiere im Emergenzhaus nur einmal täglich am Vormittag abgesammelt werden. Dies reichte jedoch in keiner Weise aus, wie ich durch mehrere, jeweils nach 6—7 Stunden zusätzlich durchgeführte Absammlungen feststellen konnte. Bei all diesen Nachkontrollen hatte ich annähernd noch einmal die gleiche Quantität an Chironomiden wie diejenige vom Vormittag des gleichen Tages vorliegen! Ein großer Teil dieser jeweils nach der ersten Absammlung geschlüpften Imagines wäre sicherlich am nächsten Tage nicht mehr greifbar gewesen. Vermutlich spielt diese Fehlerquelle eine besonders große Rolle bei der Emergenz tropischer Gewässer (siehe hierzu auch Ringe 1974: 219).

Einen neuen und sehr interessanten Aspekt, der bisweilen eine erhebliche Abweichung der realen Emergenz einer Species von der tatsächlich gemessenen Emergenz dieser Art vermuten läßt, erläutert Statzner (1976: 104). Der Autor führt aus, daß je nach Konstruktion und Plazierung eines Emergenzhauses das Schwarm- und Kopulationsverhalten einer Art stark variieren kann, und daß somit oftmals die reale Emergenz dieser Species eventuell schon wenig später nicht mehr exakt ermittelt werden kann. Ich halte diese Ausführungen auch für einen großen Teil der Chironomidenarten zutreffend.

## 5.0 Besprechung der Arten

### 5.1 Unterfamilie Tanypodinae

*Cantopelopia robacki* sp. n.*

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 7. 5. 72, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: AR = 1,7. Hypopygium mit starken, ventralwärts gebogenen Borsten auf den dorsalen Bereichen der angedeuteten Gonocoxitloben bzw. Gonocoxitbasen. Unterhalb dieser ein Feld von analwärts gerichteten, starren, geraden Borsten. Gonocoxite im oberen, dorsal-lateralen Bereich mit starken, langen, terminal ventralwärts gerichteten Borsten.

Beschreibung:

Larve und Puppe: unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Augen dorsal stegartig verlängert, nackt. Antenne 15gliedrig (Abb. 11); AR = 1,7.

Thorax: Färbung einheitlich gelblich-bräunlich. Thorakalbeborstung (Abb. 10). Flügel grob punktiert und auf der gesamten Fläche mit Makrotrichien besetzt (Abb. 9). Beine gelblich. Tibialsporne (Abb. 12). Tarsen sind bei dem Holotypus verlorengegangen.

---

* Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit erschien eine Veröffentlichung von Harrison 1978, in der die afrikanische Art *Pentaneura (Pentaneura) meilloni* Freeman 1955 in die Gattung *Cantopelopia* Roback gestellt wird. Diese Species ist jedoch nicht mit *C. robacki* identisch.

Abdomen: Orale Hälften der Tergite leicht bräunlich. Die Beborstung der Tergite II bis VIII konzentriert sich jeweils hauptsächlich auf die oral-medianen sowie auf die lateralen Segmentbereiche. Hypopygium (Abb. 8) sowie Differentialdiagnose.

Imago ♀: unbekannt

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire

Ökologische Angaben: Über die Lebensweise dieser Species kann nichts Gesichertes ausgesagt werden. Eine Aufzucht in den Zuchtboxen gelang nicht. In den Emergenzfängen trat *C. robacki* nur ein einziges Mal auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Aus dieser Gattung ist lediglich noch eine weitere Art, *C. gesta* Roback 1971, aus Quebec (Meach Lake) und aus Illinois (Wolf Lake) bekannt. *C. robacki* unterscheidet sich von *C. gesta* hauptsächlich durch die starken, ventralwärts gebogenen Borsten auf den dorsalen Bereichen der Gonocoxitbasen. Diese Borsten fehlen der nearktischen Species.

Untersuchtes Material: 1 ♂, Emergenzfang.

*Conchapelopia zairensis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut, 1. 9. 1972, Kalengo, Kivu-See-Gebiet, Zaire) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Hypopygium mit Coxitloben ohne lateralen Anhang. Die gesamte laterale Außenseite der Coxitloben mit einer Hauptreihe von nebeneinanderstehenden, großen, ventralwärts gebogenen Spitzen. Ventral unter dieser Hauptreihe weitere, kleinere Spitzen. Coxitloben apikal verjüngt und mit einer deutlichen distal-apikalen Einkerbung.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Thorakalhorn und „Thorakalkamm" (Abb. 15). Färbung hell bräunlich. Charakteristische *Conchapelopia*-Puppe. Chagrin auf den Abdominalsegmenten ähnlich wie bei *C. pallidula* (siehe Fittkau 1962: 239). Im rechten und linken Bereich der Tergite II bis VIII jeweils eine ellipsenförmige Zone mit gegabelten Chagrinspitzchen von dichter Anordnung; median zwischen diesen beiden Zonen kurze, spitze Dörnchen. Analflossenzipfel (Abb. 16).

Imago ♂: Kopf: Augen dorsal stegartig verlängert, nackt. Etwa 18 lange Postorbital- bzw. Vertikalborsten jederseits, die eine kurze Strecke parallel zur Medianlinie des Kopfes verlaufen. Antenne 15gliedrig; Antennenborstenbüschel in der distalen Hälfte bräunlich; AR = 1,9—2,0. Palpen normal.

Thorax: Grundfärbung gelblich-bräunlich. Mesonotalstreifen kurz und braun. Postnotum braun. Beborstung des Mesothorax und des Scutellums weitgehend wie bei *C. pallidula* (siehe Fittkau 1962: 224). Mesonotallamelle vorhanden. Äderung und Behaarung der Flügel wie bei *C. pallidula* (siehe Fittkau 1962: 227); lediglich der Anallappen ist bei *C. zairensis* etwas schwächer ausgebildet, und die Bereiche der Adern m-cu und rm sind deutlich braun. Eine weitere, deutliche Fleckung der Flügel fehlt. Flügellänge: 2,6 mm. Beine gelblich. Femura jeweils mit einem bräunlichen Ring im distal-apikalen Bereich. Tibialsporne wie bei *C. pallidula* (siehe Fittkau 1962: 228). Deutliche Pulvillen fehlen.

Abdomen: Segmente I bis VI gelblich, oral mit bräunlichen Rändern; Segmente VII bis VIII bräunlich. Hypopygium (Abb. 13) sowie Differentialdiagnose.

Imago ♀: Färbung, Beborstung des Thorax etc. weitgehend wie bei der Imago ♂. Genitalsegmente (Abb. 14).

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven befanden sich auf den verschiedensten Substraten: Steine, Pflanzenreste sowie mit organischem Material angereicherte Sandbänke. Die Imagines wurden das ganze Jahr über nachgewiesen.

Beziehungen zu verwandten Formen: *C. zairensis* weist viele Gemeinsamkeiten mit *C. pallidula* auf. Die Coxitloben unterscheiden sich jedoch deutlich im basalen sowie im distal-apikalen Bereich. Auch mit der afrikanischen Art *Pentaneura (Pentaneura) trifascia* Freeman 1954 besteht eine große Ähnlichkeit. Es fehlt bei *C. zairensis* jedoch die für *P. (P.) trifascia* so typische, auffällige Flügelfleckung.

Untersuchtes Material: 55 ♂, 31 ♀, Emergenzfänge. 7 Tiere, Aufzucht.

*Larsia africana* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂) sowie Paratypen (2 Imagines ♂) vom Kivu-See-Gebiet, Zaire (Ende April 1972, Kalengo) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: AR-Wert sehr niedrig (1,1—1,2). $r_2+_3$ verläuft dicht parallel zu $r_4+_5$. Prothorakalhorn mit weiter Siebplatte. Sternit I ohne Spitzchen. Sternit II mit am stärksten ausgeprägtem Spitzenchagrin.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung bräunlich. Thorakalhorn und „Thoraxkamm" (Abb. 20). Charakteristische Puppenhaut der Gattung *Larsia* (Fittkau 1962: 351). Tergite des Abdomens ohne Spitzchenchagrin. Sternit I ohne Spitzchen. Sternit II insbesondere im medianen Bereich mit bogig-schuppig angeordnetem Chagrin von längeren, feinen Spitzen (Abb. 21). Sternite III—VIII mit kurzen, feinen, nicht in Gruppen angeordneten Spitzchen. Orale Segmentränder, insbesondere im medianen Bereich, dunkel gesäumt. Analflossen schlank und distal in der für die Gattung *Larsia* typischen Weise distal spitz zulaufend. Pleurite VII auf der unteren Hälfte mit jeweils 4 langen Schlauchborsten. Pleurite VIII mit jeweils 5 langen Schlauchborsten, die bis über die Analflossenenden hinausreichen. Analflossen am Außenrand jeweils mit 2 langen Schlauchborsten wie bei *L. acrocincta* (Fittkau 1962: 351).

Imago ♂: Kopf: Augen dorsal stegartig verlängert, nackt. Zahlreiche, kräftige Postorbital- bzw. Vertikalborsten bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Antennen 15gliedrig; AR = 1,1—1,2 (Abb. 19). Palpen normal.

Thorax: Grundfärbung hell-gelblich. Vorderer, dorsaler Bereich unmittelbar hinter dem Antepronotum bräunlich. Laterale Dorsomesonotalstreifen lediglich bräunlich angedeutet. Im Bereich unterhalb der Humeralgrube ein bräunlicher Fleck. Postnotum bräunlich. Thorakalbeborstung weitgehend wie bei *L. nigropunctata* (Fittkau 1962: 343). Flügel (Abb. 18). $r_2$ fehlt; $r_2+_3$ verläuft dicht parallel mit $r_4+_5$; Bereich um r-m bräunlich. Beine hell-gelblich. Femura distal bräunlich. Tibialsporne wie bei *L. nigropunctata.* Tibia $_3$ ohne Kamm. Deutliche Pulvillen fehlen.

Abdomen: Grundfärbung hell-gelblich. Tergite III—VIII im oralen Bereich leicht

bräunlich. Die Beborstung der Tergite II—VII besteht jeweils aus einer mehrzeiligen oralen Querreihe, einer mehrzeiligen medianen Längsreihe sowie jederseits aus einer mehrzeiligen lateralen Längsreihe von Borsten. Zusätzlich ist eine anale Querreihe angedeutet. Hypopygium (Abb. 17). Tergit IX ohne stärkere Borsten.

Imago ♀: Die weiblichen Tiere konnten nicht immer mit Sicherheit *L. africana* zugeordnet werden, so daß auf eine Beschreibung verzichtet wird.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Es wurde lediglich eine Larve aus einem Bachbereich mit geringer Wasserströmung nachgewiesen. Das Substrat bestand aus mit feinem organischen Material (vorwiegend Pflanzenresten) vermischten Sand. In den Emergenzfängen traten Imagines vereinzelt das gesamte Jahr hindurch auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Hierüber kann zur Zeit noch nichts Gesichertes ausgesagt werden, da sich die Arten der Gattung *Larsia* zumindest in den Imaginalstadien alle stark gleichen.

Untersuchtes Material: 22 ♂, 9 ♀, Emergenzfänge. 1 ♀, Aufzucht.

*Nilotanypus comatus* Freeman 1953
FREEMAN 1953 a: 129

Synonymie: *Pentaneura (Pentaneura) comata* Freeman. Vgl. auch HARRISON 1971: 389.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 9. 9. 1952, Cape Province, K. M. F. Scott leg.) im British Museum, London.

Differentialdiagnose: Sehr kleine Art (Flügellänge 1 mm). Hypopygium mit auffallend langem Griffel am Stylus. Puppe mit sehr langen Lateralschlauchborsten auf den Pleuriten des Segmentes VIII.

Beschreibung:

Larve: unbekannt.

Puppe: Tergite und Pleurite bräunlich. Intersegmentalhäute weißlich. Charakteristische Puppenhaut der Gattung *Nilotanypus* (FITTKAU 1962: 413—416). Thorakalhorn und „Thoraxkamm" (Abb. 26). Chagrin der Abdominaltergite von schuppig-bogiger Struktur (Segment VIII in Abb. 27). Eine Dörnchenquerreihe nur am ventralen Analrand von Segment VIII vorhanden. Analflossenzipfel (Abb. 27).

Imago ♂: Kopf: Augen dorsalwärts stegartig verlängert, behaart. Anordnung der Postorbital- bzw. Vertikalborsten (Abb. 25). Antenne 15gliedrig; AR = 0,6 (nach FREEMAN AR = 0,4—1,0).

Thorax: Färbung der Tiere aus dem Kivu-Gebiet braun und ohne deutliche Streifung des Mesonotums (nach FREEMAN liegt eine Streifung vor). Lateraler Bereich des Thorax bräunlich. Postnotum braun. Beborstung des Antepronotums sowie des Mesothorax (Abb. 25). Beborstung des Scutellums weitgehend wie bei *N. dubius* (FITTKAU 1962: 406). Flügel grob punktiert und dicht mit Makrotrichien besetzt. Flügelform und Äderung (Abb. 24). Tibialsporne wie bei *N. dubius* (FITTKAU 1962: 409). Pulvillen fehlen.

Abdomen: Bräunlich-braun. Die Tergitbeborstung besteht im Grundprinzip aus jeweils 2 lateralen Feldern, sowie einem oral-medianen und einem anal-medianen Feld; die Tergitbeborstung weist somit die Tendenz auf, jeweils 2 breitere Borstenquerreihen zu bilden. Hypopygium (Abb. 22) sowie Differentialdiagnose.

Imago ♀: Nach FREEMAN (1955: 35): „Female very similar to male".

Geographische Verbreitung: Nach FREEMAN (1955: 35): „Cape Province: 4♂, 2♀, Berg River, Piquetberg, 9. 9. 52—30. 4. 53 (K. M. F. Scott) (type locality); 1♂, Cecilia's Drift, 21. 1. 53 (K. M. F. Scott); 1♂, Berg River, Wellington, 17. 12. 52 (K. M. F. Scott). Transvaal: 1♂, Kruger National Park, Letaba, 6. 5. 51 (Swedish S. Afr. Exp.). Uganda: 2♂, Ruwenzori Range, Kilembe, 4,500 ft., 12. 1934—1. 1935 (F. W. Edwards)." MACLACHLAN wies die Art in Rhodesien nach. Nach DEJOUX (1973: 81 und mündlich) ist die Art auch im Tschad, in Mali und in Obervolta verbreitet. Neuer Nachweis: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: *N. comatus* ist eine rheobionte Art. Die Larven wurden hauptsächlich auf Steinen in schnellströmenden Bachbereichen gefunden. Einige Larven wurden jedoch auch auf abgesunkenen Blättern in Zonen geringerer Wasserströmung festgestellt. Diese Species trat das ganze Jahr über in den Emergenzfängen auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Sowohl die Imago ♂ als auch die Puppe ähneln sehr den entsprechenden Stadien von *N. dubius* Meigen. *N. comatus* weist jedoch einen deutlich längeren Griffel am Stylus auf. Die lateralen Schlauchborsten des Abdominalsegmentes VIII sind bei der afrikanischen Art sehr viel länger als bei *N. dubius* (vgl. FITTKAU 1962: 414).

Untersuchtes Material: 179 ♂, Emergenzfänge. Über 10 Tiere aus Aufzuchten.

*Paramerina* sp. 1

Allgemeine Anmerkungen zu dieser Art: Auf eine Neubeschreibung oder auch auf eine eventuelle Zuordnung der afrikanischen Tiere zu einer bereits beschriebenen Species aus der Gattung *Paramerina* muß vorerst noch verzichtet werden. Die *Paramerina*-Arten sind zumindest nur anhand der Imagines sehr schwer voneinander abzugrenzen. Die Jugendstadien von *Paramerina* sp. 1 liegen noch nicht vor, so daß hier nur eine Beschreibung der Imago ♂ gegeben werden kann, die in jeder Beziehung die typischen Merkmale der Gattung *Paramerina* aufweist.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Färbung gelblich. Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Etwa 17—18 Postorbitalborsten jederseits in einer einzeiligen Querreihe angeordnet, bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Antenne 15gliedrig; AR = 1,9; das kurze Endglied mit einer langen Apikalborste.

Thorax: Grundfärbung gelblich. Laterale Mesonotalstreifen bräunlich angedeutet. Postnotum leicht bräunlich. Acrostichalborsten und Dorsozentralborsten jeweils in einer mehrzeiligen Längsreihe angeordnet und kräftig entwickelt. Etwa 18 Notopleuralborsten jederseits. Scutellum mit zahlreichen Borsten (1 mediane Querreihe von kräftigen Borsten, darüber einige weitere, etwas schwächere Borsten). Flügel mit nur sehr schwach angedeuteten Flecken (Abb. 30). Beine gelblich; Sporne (Abb. 29). Pulvillen nicht eindeutig entwickelt.

Abdomen: Gelblich; Tergite mit zahlreichen Borsten; diese jeweils weitgehend in oralen und aboralen Querreihen sowie in lateralen Längsreihen angeordnet. Hypopygium (Abb. 28).

Ökologische Angaben: Über die Lebensweise dieser Art können keine genaueren Angaben gemacht werden, da diese Species nur ganz vereinzelt im Mai und Juni 1972 in den Emergenzfängen auftrat.

Untersuchtes Material: 3 ♂ (Emergenzfänge, Kalengo; Kivu-Gebiet, Zaire) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

### 5.2 Unterfamilie Orthocladiinae

*Cricotopus (Cricotopus) albitibia* Walker 1848
Walker 1848: 16

Typus und Synonymie: Nach Hirvenoja (1973: 337): „*albitibia* Walker (1848: 16, sub *Chironomus*): ♂, Sierra Leone. — Typus (♂) nach Freeman (1956a: 306 bis 307) im BMNH. Synonymie: = *bicinctus var. plumbeus* Goetghebuer (1934c: 201, sub *Cricotopus*): ♂. — Syntypen im MRCB: Katana, Kivu, Belg. Kongo. — Syn. zu *C. albitibia* nach Freeman (1956: 306). = ?*kribiensis* Kieffer (1923a: 184 bis 185, sub *Trichocladius*): ♀, Kribi, Franz. Kamerun. — Syn. zu *C. albitibia* (Typus offensichtlich verschwunden) nach Freeman (1956a: 306—307)."

Differentialdiagnose: Basallobus der Gonocoxite beim ♂ hakenförmig, leicht spitz zulaufend und nach hinten gekrümmt. Anhänge 1 und 2 fehlen. Costa endet in Höhe von $cu_1$. Prothorakalhorn der Puppe schlauchförmig, hyalin — zart, ohne Dörnchen. Frontalborsten inserieren auf dem unteren Rand des Frontalapotoms.

Beschreibung:
Larve: unbekannt
Puppe: Puppenhaut bräunlich und mit braunem Pigmentband dorsal auf der Intersegmentalhaut von Segment II zu III. Tergitchagrin und Bedornung des Abdomens (Abb. 36). Prothorakalhorn sowie Beborstung des Kopf-Thoraxbereiches (Abb. 35). $Dorsozentralborste_1$ kräftiger als die entsprechenden $Borsten_{2\text{-}4}$ (sog. $dc_{1\text{-}4}$ Borsten nach Hirvenoja 1973). PB-Füße auf den Abdominalsegmenten II und III.

Imago ♂: Kopf: Augen behaart, dorsalwärts kaum verlängert. Echte Vertikalborsten fehlen meist; etwa 3 bis 5 Postorbitalborsten jederseits vorhanden. Antenne 14gliedrig; AR = 1,0—1,2.

Thorax: Antepronotum mit 2 bis 3 lateralen Borsten; mediale Borsten fehlen. Postpronotum ohne Humeralborsten. Anteriore Notopleuralborsten fehlen. Dorsozentralborsten sehr kurz und zart, median nicht zusammenstoßend und nicht in hellen Malen stehend.

Kleine Acrostichalborsten vorhanden. Mesonotalstreifen braun und weitgehend miteinander verschmolzen. Mesothorax braun. Scutellum braun und mit einer einzeiligen, weitgehend median verlaufenden Borstenquerreihe. Färbung der Beine: Femur von $P_I$ im proximalen Bereich hell bräunlich, sonst braun. Tibia von $P_I$ braun mit medianem, breit-weißlichem Ring. Tarsen von $P_I$ braun. Femur von $P_{II}$ und $P_{III}$ im proximalen Bereich hell, sonst braun. Tibien von $P_{II}$ und $P_{III}$ in den proximalen und distalen Bereichen bräunlich bis braun, im gesamten medianen Bereich weißlich bis leicht bräunlich. $Tarsen_{1\text{-}3}$ von $P_{II}$ und $P_{III}$ weißlich bis leicht bräunlich, restliche Tarsen hellbraun. $S_z$-Borsten fehlen. Pulvillen fehlen. Flügel (Abb. 33). Costa in Höhe von $cu_1$ endend.

Abdomen: Färbung und Beborstung der Abdominaltergite (Abb. 32); Hypopygium (Abb. 31).

Imago ♀: Färbung wie ♂; Genitalsegmente (Abb. 34). Antenne 7gliedrig; 2. und 3. Glied nur unvollkommen voneinander getrennt. Endglied mit 1 kräftigen Prae-

apikalborste. Humeralborsten sowie anteriore Notopleuralborsten fehlen. Eindeutige Pulvillen fehlen.

Geographische Verbreitung: Nach FREEMAN (1956a: 307): „Sierra Leone: 1 ♂ (type of *albitibia*). Nigeria: 1 ♀, Minna, 12. 1954 (R. W. Crosskey). Abyssinia: 1 ♀, Waldia 1. 1936 (J. W. S. Macfie). Uganda: 2 ♀, Jinja, 10. 1954 (P. S. Corbet). Belgian Congo: Katana, Kivu (type series of *plumbeus*); 13 ♂, Goma, Kivu, 12. 1952 (J. Verbeke). Natal: 1 ♂, Estcourt, 9. 1953 (A. D. Harrison). Cape Province: series of both sexes, Berg River (K. M. F. Scott)." DEJOUX (1973: 85 und 88) fand die Art in Nigeria, im Tschad sowie in Obervolta (Coll. Dejoux). Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven wurden hauptsächlich auf Steinen in schnell strömenden Bachbereichen angetroffen. Von April bis Mai 1972 hatte die Art ein deutliches Schlüpfmaximum, trat jedoch vereinzelt das ganze Jahr hindurch auf. SCOTT (1958) führt als von den Larven bevorzugtes Substrat Sandbänke an.

Beziehungen zu verwandten Formen: Würde die Puppenexuvie nicht vorliegen, so hätte ich *C. albitibia* in die *bicinctus*-Gruppe eingeordnet. Auch FREEMAN (1956) betont die Ähnlichkeit mit *C. bicinctus* Meigen. Da jedoch das Prothorakalhorn der Puppenexuvie für diese Gruppe untypisch, und auch die Larve von *C. albitibia* noch unbekannt ist, kann eine endgültige Zuordnung in eine der von HIRVENOJA aufgestellten *Cricotopus*gruppen noch nicht erfolgen.

Untersuchtes Material: 319 ♂, 248 ♀, Emergenzfänge. 14 Tiere, Aufzuchten.

*Cricotopus (Cricotopus) flavozonatus* Freeman 1953
FREEMAN 1953a: 131

Typus: Holotypus: 1 Imago ♂; Berg River, Wellington, Cape Province, 20. bis 21. 5. 1952, K. M. F. Scott leg. im BMNH.

Differentialdiagnose: Crista dorsalis der Styli beim ♂ hyalin, zahnförmig. Der Stylus (Endglied) ist median ein wenig dorsalwärts abgeknickt. Der Innenlobus der Gonocoxite besteht nur aus einem annähernd stumpf-dreieckigen Basallobus. Deutliche Anhänge 1 fehlen. Sehr typische Färbung der Abdominaltergite I, II, IV und V.

Beschreibung:
Larve: unbekannt
Puppe: Puppenhaut ganz leicht bräunlich. Frontalborsten inserieren auf der Praefrons (Abb. 41). Prothorakalhorn (Abb. 42). Chagrin sowie Bedornung der Abdominaltergite (Abb. 43). Pedesspurii (PA) auf den Segmenten IV—VI. Abdominalsternite II—VIII insbesondere in den lateralen Bereichen mit sehr feinem Spitzenchagrin. PB-Füße beim ♂ nur deutlich auf dem Abdominalsegment II.
Imago ♂: Kopf: Augen dorsalwärts nur wenig verlängert; behaart. Etwa 5 Postorbitalborsten sowie einige wenige Vertikalborsten jederseits vorhanden. Antenne 14gliedrig; AR = 1.
Thorax: Pronotum (Antepronotum) weißlich mit etwa 4 lateralen Borsten; mediale Borsten fehlen. Postpronotum ohne Humeralborsten. Anteriore Notopleuralborsten fehlen. Jederseits 13 sehr kurze, in keinen hellen Malen stehende Dorsozentralborsten, median nicht zusammenstoßend. Kleine Acrostichalborsten vorhanden. Mesonotalstreifen braun und weitgehend miteinander verschmolzen. Metathorax

braun. Scutellum braun und mit einer einzeiligen, median verlaufenden Borstenquerreihe von etwa 7 Borsten. Postnotum braun. Flügel (Abb. 39). Beine — insbesondere $P_I$ — mit folgender Färbung: Femur in der proximalen Hälfte leicht bräunlich, in der distalen Hälfte dunkelbraun. Tibia proximal dunkelbraun; anschließend mit weißlichem Ring, der bis zur distalen Hälfte der Tibia reicht; distale Tibialhälfte dunkelbraun. Tarsen leicht bräunlich und ohne eindeutige $S_z$-Borsten (Sinneszapfen). Pulvillen fehlen. Sporne und Kämme vom normalen *Cricotopus*-Typus.

Abdomen: Abb. 37 und Abb. 38.

Imago ♀: Färbung wie ♂. Genitalsegmente (Abb. 40). Antenne 7gliedrig (Glieder 2 und 3 allerdings nur undeutlich voneinander getrennt); Endglied mit 1 Praeapikalborste. Humeralborsten und anteriore Notopleuralborsten fehlen. Pulvillen fehlen.

Geographische Verbreitung: Nach FREEMAN (1956a: 308): „Uganda: 1 ♂, Ruwenzori Range, Kilembe, 4500 ft., 12. 34 — 1. 35 (F. W. Edwards). Natal: 1 ♂, Weenen, 6. 1925 (H. P. Thomassett). Cape Province: series of both sexes, including holotype and paratypes, from Berg River, 4.—6. and 10.—12. 1952 and 1953 (K. M. F. Scott).“ Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven wurden lediglich auf Steinen in schnell strömenden Bachbereichen vorgefunden. Diese Species zeigte 1972 ein sehr deutliches Schlüpfmaximum im April und trat dann ab Juli nur noch ganz vereinzelt auf. SCOTT (1958) fand die Larven auf Steinen im schnell strömenden Wasser sowie auch auf Steinen in Staubereichen.

Beziehungen zu verwandten Arten: Da die Larve nicht bekannt ist, kann hier noch nicht eine endgültige Einordnung gegeben werden. *C. flavozonatus* paßt anhand vieler Merkmale in die *bicinctus*-Gruppe. Allerdings inserieren die Frontalborsten der Puppenhaut eindeutig auf der Praefrons und nicht auf dem Frontalapotom, wie es nach HIRVENOJA (1973) zu fordern ist.

Untersuchtes Material: 96 ♂, 72 ♀, Emergenzfänge. 5 Tiere, Aufzuchten.

*Cricotopus (Cricotopus) harrisoni* Freeman 1956

FREEMAN 1956a: 305

Typus: Holotypus 1 Imago ♂, Kenya, Aberdare Range, Nyeri Track, 28. 10. 1934, J. Ford leg. im BMNH.

Differentialdiagnose: Imago ♂ mit hyalinem, abgerundet-tropfenartigem Basallobus des Gonocoxits; Anhang 1 und 2 fehlen. Stylus sehr kräftig.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Es liegt lediglich aus dem Kalengomaterial eine ♀-Puppenhaut vor, die jedoch nicht gesichert *C. harrisoni* zugeordnet werden kann. Auf eine Beschreibung der Puppenhaut soll somit hier verzichtet werden.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen dorsalwärts nicht stegartig verlängert, behaart. Echte Vertikalborsten fehlen. Etwa 5 bis 7 Postorbitalborsten jederseits vorhanden. Antenne 14gliedrig; AR = 1,2.

Thorax: Braun. Antepronotum mit einigen lateralen Borsten, ohne mediale Borsten. Humeralborsten und anteriore Notopleuralborsten fehlen. Wenige posteriore

Notopleuralborsten sowie feine, kurze Acrostichalborsten vorhanden. Dorsozentralborsten fein, kurz, median nicht zusammenstoßend und in keinen hellen Malen sitzend. Scutellum mit einer median verlaufenden, einzeiligen Borstenlängsreihe. Flügeläderung vom normalen *Cricotopus*-Typus; Squama mit etwa 9 Borsten. Costa nur wenig distal von $cu_1$ endend.

Flügellänge 2,0—2,2 mm. $P_I$ und $P_{II}$ braun und mit einem breiten, weißen Ring im medianen Bereich der Tibien. $P_{III}$ einheitlich braun bis bräunlich. Tibialsporne sowie Tibialkamm vom normalen *Cricotopus*-Typus. Deutliche $S_z$-Borsten und Pulvillen fehlen.

Abdomen: Braun; Tergitbeborstung (Abb. 45); Hypopygium (Abb. 44).

Imago ♀: Weibliche Imagines konnten nicht mit absoluter Sicherheit, sondern lediglich mit großer Wahrscheinlichkeit den ♂ von *C. harrisoni* zugeordnet werden. Diese ♀ wurden zwar bei der Auswertung der Emergenzfänge unter *C. harrisoni* aufgeführt, sollen hier jedoch im systematischen Teil nicht näher beschrieben werden.

Geographische Verbreitung: Nach Freeman (1956a: 305): „Holotype male, Kenya, Aberdare Range, Nyeri Track, 10 500—11 000 ft., 28. 10. 34 (J. Ford) in British Museum. Paratypes, Transvaal: 2♂, Lydenburg District, Santa River, 4. 1955 (A. D. Harrison). Natal: 1 ♀, Mooi River, nr. Rosetta, 9. 1953 (A. D. Harrison); 1♂, Mooi River, Keate's Drift, 10. 1954 (W. D. Oliff)." Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Diese Art wurde von mir lediglich in den Emergenzfängen vorgefunden. Eine Aufzucht gelang nicht. Im September 1972 wurde das erste Exemplar gefunden. Weitere vereinzelte Exemplare traten dann bis einschließlich März 1973 auf, also bis zum Abschluß der Emergenzauswertung. Vermutlich eine Art des Hochlandes.

Beziehungen zu verwandten Formen: Da die Larve noch unbekannt ist, und auch die Puppe und die Imagines ♀ nicht mit Sicherheit den Imagines ♂ von *C. harrisoni* zugeordnet werden konnten, muß auf eine Einordnung dieser Art in eine der von Hirvenoja 1973 aufgestellten Gruppen vorerst verzichtet werden. Sie ist mit Sicherheit jedoch nicht mit *Cricotopus (Isocladius) kisantuensis* näher verwandt, wie Freeman vermutet.

Untersuchtes Material: 27 ♂, Emergenzfänge.

### *Cricotopus (Isocladius) kisantuensis* Goetghebuer 1934

Goetghebuer 1934: 200—201

Typus und Synonymie: Nach Hirvenoja (1973: 337): „kisantuensis Goetghebuer (1934c: 200—201, sub *Cricotopus*): 1 ♀. — Holotypus (♂, MRCB): Kisantu, Belg. Kongo. 3. 1931, de Wulf leg. Synonym: (nach Freeman 1956a: 304): = *fulgens* Freeman (1953a: 130—131, sub *Cricotopus*): ♀. — Holotypus (♀, BMNH): Berg River, Wellington, Cape Province, 21. 5. 1952, K. M. F. Scott leg."

Differentialdiagnose: Basallobus der Gonocoxite quer zur Körperlängsachse verlaufend, balkenförmig — gerade und sehr kräftig, an der Spitze ventral mit einer Kerbe. Anhang 2 fehlt. Anhang 1 vorhanden, nicht sehr auffällig. Schwimmplatten der Puppenhaut mit nur jederseits 2 ungleich starken Analborsten (Abb. 52).

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung bräunlich. Frontalborsten noch auf dem Frontalapotom sitzend, (Abb. 49). Prothorakalhorn (Abb. 50). Abdominaltergite (Abb. 51). Schwimmplatten jeweils mit nur 2 ungleich starken Analborsten. Ventral jederseits 1 weitere, oralwärts versetzte, schwache Borste (Abb. 52). Sternite II bis VIII sowie die ventralen Bereiche der Pleurite II bis VI ebenfalls mit z. Teil dichtem Spitzchen-Chagrin.

Imago ♂: Kopf: Augen dorsalwärts nicht verlängert, behaart. Vertikalborsten fehlen. Wenige kurze Postorbitalborsten vorhanden. Antenne 14gliedrig; AR = 1. C: P um 1.

Thorax: Antepronotum mit wenigen lateralen Borsten; mediale Borsten fehlen. Humeralborsten und anteriore Notopleuralborsten fehlen. Wenige posteriore Notopleuralborsten vorhanden. Dorsozentralborsten sehr klein, kurz, in keinen hellen Malen stehend und median nicht zusammenstoßend. Kleine, kurze Acrostichalborsten (Dorsomedianborsten) vorhanden. Scutellum mit einer einzeiligen, median verlaufenden Borstenquerreihe von 8 bis 9 Borsten. Färbung des Thorax einheitlich dunkelbraun. Flügel (Abb. 47). $P_I$ und $P_{II}$ braun mit jeweils einem hellen Ring median auf der Tibia. $P_{III}$ einheitlich braun. Tarsen bräunlich, bisweilen weißlich. Sporne sowie Tibialkamm vom normalen *Cricotopus*-Typus. Pulvillen fehlen.

Abdomen: Tergitbeborstung (Abb. 48). Hypopygium (Abb. 46).

Imago ♀: Siehe Freeman 1956a: 305. Vom Kalengo-Material konnten keine Weibchen dieser Art sicher zugeordnet werden.

Geographische Verbreitung: Nach Freeman (1956a: 305): „Gold Coast: 3 ♀, Senchi, 1951 (M. H. Hughes). Belgian Congo: 1 ♂, Kisantu, 3. 1931 (de Wulf) (holotype of *kisantuensis*); 1 ♂, Elisabethville, 2. 1939 and 1 ♂, 3. 1939 (H. J. Brédo). Cape Province: 1 ♀, Berg River, Wellington, 5. 1952 (holotype of *fulgens*); 1 ♂, 1 ♀, Krom River, Stellenbosch, 12. 52—1. 53, 1 ♂, Berg River, French Hoek, 12. 1952 (all coll. K. M. F. Scott)."

Nach Dejoux (1974a: 73 und 76, 1976: 21 und 28) ist diese Art in ganz Westafrika weit verbreitet (Senegal, Obervolta, Mali, Elfenbeinküste). — Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Es liegen lediglich 2 ♂ als Emergenzfänge von dem Kalengo (13. 4. und 14. 5. 72) vor, so daß nichts Gesichertes über die Lebensansprüche dieser Art ausgesagt werden kann. Weiteres Material, das aus westafrikanischen Fließgewässern stammt, befindet sich in der Coll. Dejoux. Nach Scott (1958) leben die Larven auf Steinen im strömenden Wasser.

Beziehungen zu verwandten Formen: *C. (Isocladius) kisantuensis* ist vermutlich in die *obnixus*-Gruppe der Untergattung *Isocladius* einzuordnen.

Untersuchtes Material: 6 ♂, 2 reife Puppen (♂).

*Eukiefferiella calvescens* Edwards 1929

Edwards 1929: 353

Synonymie: *E. lobulifera* Goetghebuer 1935, syn. n. Lehmann 1972

*Nanocladius angustistilus* Freeman 1953, syn. n.

Typus: Holotypus im British Museum, London. Weiteres reichhaltiges Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose und Beschreibung: LEHMANN 1972: 389—390. Darstellung der Tiere aus Afrika (Abb. 53 bis Abb. 57). Die aethiopischen Exemplare sind kleiner (Flügellänge 1,1—1,3 mm) als die palaearktischen Tiere (Flügellänge 1,8 bis 2,0 mm). Zumindest bei den von mir untersuchten Imagines ♂ aus dem Kivu-Gebiet liegt beim Flügel die Ader fcu ein wenig mehr distal zu der Einmündung von $r_1$ in die Costa als bei den europäischen Exemplaren. Die afrikanischen Imagines ♂ weisen einen AR-Wert von 0,33—0,40, die palaearktischen Imagines ♂ einen AR-Wert von 0,6—0,8 auf. FREEMAN schreibt über *E. angustistilus* (1956: 341): „... hardly to be distinguished from the European *calvescens* Edwards, paler in colour, AR shorter, rather smaller." Dieses berechtigt jedoch nicht dazu, eine neue Art aufzustellen. Die vom Kalengo vorliegende Puppenhaut gleicht denen der Individuen aus der Palaearktis weitgehend. Eventuell sind die kurzen Dornen, die sich jeweils an der Basis der 3 Endborsten der Schwimmplatte befinden, bei den afrikanischen Tieren weniger deutlich entwickelt. Da mir jedoch nur eine Puppenhaut vorlag, kann dieses nicht als gesichert gelten.

Geographische Verbreitung: Bekannt aus Skandinavien, England, Belgien, Bundesrepublik, Österreich, Frankreich, Senegal und der Cape Province; neuer Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: *E. calvescens* ist eine Fließgewässerart, deren Larven auf Steinen oder zwischen dem Moosbewuchs der Steine im rasch strömenden Wasser leben. Gegenüber dem Faktor Wassertemperatur scheint sie weniger empfindlich zu sein. In den Emergenzfängen trat sie vereinzelt, aber regelmäßig von April 1972 bis einschließlich März 1973 auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: LEHMANN 1972: 399, 400 und 402.

Untersuchtes Material: 56 ♂, Emergenzfänge. 1 ♂, Aufzucht.

*Eukiefferiella hessi* Freeman 1956 comb. n.
FREEMAN 1956a: 324

Synonymie: *Cardiocladius hessi* Freeman 1956a: 324

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, Cape Province, Montagu, 10. 1910, R. Tucker leg.) im South African Museum.

Differentialdiagnose: Imago ♂ mit sehr charakteristischem Hypopygium. Kräftiger, zungenförmiger Basallobus; Stylus sehr lang und kräftig. Gonocoxite von gedrungener, annähernd rechteckiger Form. Eine echte Analspitze fehlt. $t_4$ stets herzförmig. Flügel mit stark ausgeprägtem Anallobus.

Puppenhaut vom *E. clypeata*-Typus; die intersegmentalen Hakenreihen der Segmente III/IV, IV/V und V/VI jedoch durchgehend.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung bräunlich. Frontalborsten fehlen. Chaetotaxie des Thoraxbereiches sowie Prothorakalhorn (Abb. 60). Spitzenchagrin, Bedornung sowie Beborstung der abdominalen Tergite (Abb. 61). Tergit I bisweilen mit einer schmalen, kurzen Dornenreihe am analen Rand.

Die innere Analborste der Schwimmplatten deutlich länger als die beiden anderen Borsten. Auf der Ventralseite ist die Puppenhaut weitgehend ohne Chagrin und

Bedornung. Lediglich an den analen Rändern der Sternite VI und VII ist ein feines Dörnchen-Chagrin vorhanden.

Imago ♂: Kopf: Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. 6—8 postorbitale Borsten jederseits. Vertikalborsten fehlen. Antenne 14gliedrig; Endglied stumpf endend und mit kurzen Sinnesborsten versehen; AR = 0,8. Palpen normal.

Thorax: Braun. Mediale Bereiche bräunlich; Streifen verschmolzen. Antepronotum mit kräftig entwickelten Loben, median stark klaffend. 5 bis 6 laterale Borsten jederseits. Mediale Borsten fehlen. Nur im vorderen Thoraxbereich — dicht hinter dem Antepronotum beginnend — wenige, winzige Acrostichalborsten vorhanden. Jederseits etwa 24 kurze, in hellen Malen stehende Dorsozentralborsten in einer Längsreihe angeordnet; am Beginn dieser Längsreihe einige nebeneinander und hintereinander stehende, sehr kurze, feine Borsten. Meist 4 posteriore Notopleuralborsten. Weitere Borsten wie Humeral-, anteriore Notopleuralborsten etc. fehlen. Scutellum braun; in den lateralen Bereichen jeweils mit 9 bis 10 zerstreut sitzenden, kurzen Borsten, die sich medianwärts zu einer doppelten Querreihe andeutungsweise anordnen; im ganz medianen Bereich ohne Borsten. Humeralgruben undeutlich, klein, von schmal-länglicher Form. Postnotum braun.

Flügel leicht punktiert ohne Mikro- oder Makrotrichien. Äderung (Abb. 59). $r_{2+3}$ endet undeutlich vor der Costa. Anallappen sehr kräftig entwickelt. Flügellänge sehr unterschiedlich: 1,5—2,0 mm. Beine braun bis bräunlich. Hyaline, spitze Pulvillen vorhanden. Empodium deutlich. Krallen distal abgestumpft und leicht gezähnt. Sinneszapfen fehlen auf den Tarsen. Vierte Tarsenglieder aller Beine stets sehr kurz und herzförmig. $Tibia_1$ mit einem langen geraden Sporn; Nebendorne eng anliegend. $Tibia_2$ mit 2 kurzen, gleich langen Spornen; Nebendorne deutlich. $Tibia_3$ mit 1 langen, geraden, kräftigen Innensporn mit stark ausgebildeten Nebendornen sowie 1 kurzen Außensporn. Tibialkamm von $P_{III}$ vom normalen *Eukiefferiella*-Typus. LR von $P_I$ = 0,65; LR von $P_{II}$ = 0,45; LR von $P_{III}$ = 0,60.

Abdomen: Braun. Tergitbeborstung dicht und ohne charakteristische Anordnung. Hypopygium (Abb. 58).

Imago ♀: In Färbung, Beborstung etc. weitgehend wie die Imago ♂. Antenne 6gliedrig, AR = 0,46. Flügellänge 2,0—2,2 mm. Die beiden Spermatheken groß und weitgehend kugelförmig. Eine genauere Analyse der Genitalsegmente kann nicht gegeben werden, da diese bei dem einzigen mir vorliegenden Exemplar durch das Präparieren zu stark beschädigt wurden.

Geographische Verbreitung: Kap-Provinz und Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Diese Art trat nur sehr selten in den Emergenzfängen auf: 3♂ am 11. April sowie noch einmal weitere 4♂ Ende April 1972. 1♂ konnte am 1. 11. 72, 1♀ am 4. 12. 72 in den Zuchtboxen zum Schlüpfen gebracht werden. Die Larven dieser beiden Tiere befanden sich auf Steinen in schnell strömenden Bachbereichen.

Beziehungen zu verwandten Formen: Diese Art muß ohne Zweifel in die Gattung *Eukiefferiella* gestellt werden. Zwar zeigt die Imago von *E. hessi* einige konvergente Merkmale z. B. zu der Species *Cardiocladius fuscus* Kieffer (— wie stark entwickelte Analloben der Flügel und herzförmige vierte Tarsen [Lehmann 1971: 532—533]. Jedoch kommen herzförmige Tarsen auch bei anderen Chironomidengruppen vor; z. B. bei *Thienemanniola ploenensis* Kieffer [Lehmann 1972: 392

und 396]). Bei einem kritischen Vergleich der Hypopygien zeigt sich, daß *E. hessi* zwar ebenfalls einen zungenförmigen Basallobus aufweist, der jedoch nicht in der für *Cardiocladius* so typischen Weise distal-vertikal ausgerichtet ist. Zusätzlich ist bei *E. hessi* ein deutlicher Anhang 2 vorhanden, der bei sehr vielen *Eukiefferiella*-Arten festzustellen ist. Insbesondere die Puppenhaut von *E. hessi* belegt in ganz eindeutiger Weise, daß hier eine Art aus der Gattung *Eukiefferiella* vorliegt. Die Puppenhaut von *E. hessi* hat ein annähernd zwiebelförmiges Prothorakalhorn, wie es nur für viele *Eukiefferiella*-Arten typisch ist. Die Gattung *Cardiocladius* weist kein Prothorakalhorn auf. Auch ein Vergleich der Bewaffnung insbesondere der analen Ränder der Abdominaltergite schließt eine Verwandtschaft von *E. hessi* mit den Arten der Gattung *Cardiocladius* aus. Vermutlich müssen auch die weiteren von Freeman beschriebenen Arten *Cardiocladius africanus*, *oliffi* und *latistilus* in die Gattung *Eukiefferiella* gestellt werden. *E. hessi* weist insbesondere auf Grund der Puppenexuvie einige Gemeinsamkeiten mit *E. clypeata* Kieffer auf (Lehmann 1972: 363—365). Inwieweit jedoch tatsächlich eine engere Verwandtschaft mit dieser Art besteht, soll hier nicht entschieden werden, zumal auch von *E. clypeata* noch nicht ausreichendes Material für eine exakte Analyse vorliegt.

Untersuchtes Material: 8 ♂, 1 ♀, 2 Puppenhäute.

*Eukiefferiella kivuensis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 11. 4. 72, Kalengo, Zaire), Paratypus sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Die Imago ♂ ähnelt *E. claripennis* Lundberg und *Nanocladius claviger* Freeman. AR — Wert jedoch sehr niedrig (0,2—0,35); Antennenendglied distal spitz zulaufend, nicht keulenförmig wie bei *N. claviger*. Puppenhaut sehr ähnlich der von *E. lobifera* Goetghebuer. Abdominaltergit I jedoch am analen Rand mit einer deutlichen Dornen- bzw. Spitzenquerreihe.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Grundfärbung leicht bräunlich. Frontalborsten fehlen. Chaetotaxie des Thoraxbereiches sowie Prothorakalhorn (Abb. 64). Abdominaltergite (Abb. 65 und Abb. 66). Ebenfalls Tergit I am analen Rand mit einer deutlichen Spitzenquerreihe. Sternite II—IV mit feinem Spitzenchagrin. Die Puppenexuvie von *E. kivuensis* ist der von *E. lobifera* außerordentlich ähnlich (Lehmann 1972: 360—362).

Imago ♂: Kopf: Gelblich-bräunlich. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. 3 Postorbitalborsten jederseits hinter den Augen. Vertikalborsten fehlen. Antenne 14gliedrig; Endglied kurz, distal spitz zulaufend; AR = 0,20—0,35. Palpen normal.

Thorax: Grundfärbung gelblich; Streifen nicht miteinander verschmolzen, bräunlich bis braun. Sternopleurit bräunlich bis braun. Scutellum gelblich. Postnotum bräunlich bis braun. Loben des Antepronotums gut entwickelt, median leicht klaffend; eine Beborstung fehlt. Meist 7 Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe und in hellen Malen stehend. Deutliche Acrostichalborsten fehlen. 3 posteriore Notopleuralborsten vorhanden. Eine weitere Beborstung des Mesonotums fehlt. Humeralgruben sehr klein und undeutlich.

Flügel ohne Mikro- und Makrotrichien; Äderung (Abb. 63); $r_{2+3}$ mit $r_{4+5}$ weitgehend verschmolzen. Beine gelblich. Tibien mit Spornen und Tibialkämmen vom

normalen *Eukiefferiella*-Typus. Sinneszapfen sowie Pulvillen fehlen. Empodien gut entwickelt. Krallen spitz.

Abdomen: Bräunlich; Tergitborsten ohne charakteristische Anordnung.

Hypopygium ohne Analspitze (Abb. 62).

Imago ♀: Die Imago ♀ wurde von mir nicht näher untersucht.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven wurden vorwiegend auf Steinen im stark strömenden Wasser gefunden. Ein Exemplar entwickelte sich auf einem Substrat, das aus ins Wasser gefallenen Blättern und weiterem abgestorbenen Pflanzenmaterial bestand. Die Imagines schlüpften in den Zuchtboxen von August bis November 1972. In den Emergenzfängen trat diese Species im April 1972 am häufigsten auf; in den folgenden Monaten dann nur noch ganz vereinzelt.

Beziehungen zu verwandten Formen: *E. kivuensis* kann ohne Schwierigkeiten in die *claripennis*-Gruppe der Gattung *Eukiefferiella* eingeordnet werden (Lehmann 1972: 396—397). Diese Art steht mit großer Wahrscheinlichkeit *Nanocladius claviger* Freeman sehr nahe. Bereits Freeman (1956a: 341) schreibt über *Nanocladius claviger:* „Very similar to Palearctic species *N. brevicalcar* Kieffer and *hospita* Edwards, but antennae have different structure."

*E. kivuensis* unterscheidet sich hauptsächlich von *E. claviger* durch das distal spitz zulaufende Antennenendglied (— wie bei *E. brevicalcar* und *E. claripennis* [= *hospita*]), das bei *E. claviger* nach Angabe von Freeman keulenförmig endet (die Form der Antennenendglieder hat sich innerhalb der Gattung *Eukiefferiella* als wichtiges taxonomisches Merkmal erwiesen [vgl. Lehmann 1972]). Auch liegt der AR — Wert von *E. kivuensis* noch niedriger als bei *E. claviger* (AR = 0,5).

Untersuchtes Material: 69♂, 49♀, Emergenzfänge; 5 Larven zur Imago aufgezogen.

*Nanocladius (Nanocladius) jannae* sp. n.

Typus: Holotypus (Imago ♂ mit Puppenhaut, 26. 8. 72; Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire), Paratypen sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Abdominale Tergitbeborstung II—VII der Imago sehr charakteristisch: Jederseits 2 Lateralborsten sowie 2 nebeneinander stehende Medianborsten. Dorsozentralborsten des Thorax von der Zahl her stark reduziert. AR sehr niedrig (0,29—0,30). Prothorakalhorn der Puppe stumpf schlauchförmig und distal mit langen Spitzen versehen. Frontalapotom mit sehr langen und kräftigen Frontalborsten. Puppe mit nur schwach entwickelten medianen Spitzenflecken auf den Abdominaltergiten: Medianer Spitzenfleck auf Tergit V nur angedeutet; medianer Spitzenfleck auf Tergit VI deutlich, jedoch nur aus wenigen Spitzen bestehend. Pleurite VII stets mit jederseits 4 kräftig entwickelten Schlauchborsten. Bewaffnung auf den Intersegmentalhäuten III/IV und IV/V. Schwimmplatten mit jeweils 3 langen, hakenförmigen, kräftigen und starren Borsten.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung ganz leicht bräunlich. Die beiden Frontalborsten auf dem Frontalapotom sehr lang und kräftig. Prothorakalhorn stumpf schlauchförmig, distal

mit langen Spitzen (Abb. 71—72); Hauptborsten des Thoraxbereiches (Abb. 72). Medianer Spitzenfleck auf dem Abdominaltergit V nur angedeutet. Medianer Spitzenfleck auf Tergit VI deutlich, aber nur aus wenigen Spitzen bestehend. Intersegmentalhäute III/IV und IV/V dorsal mit oralwärts gebogenen Spitzchen bewaffnet; auf der Intersegmentalhaut IV/V ist diese Spitzchenlängsreihe median unterbrochen. Pleurit VII mit 4, Pleurit VIII mit 5 langen Schlauchborsten. Schwimmplatten mit jeweils 3 langen, kräftigen, hakenförmig gebogenen Borsten. Pedesspurii gut ausgebildet auf Segmenten IV—VI (Abb. 73 und Abb. 74).

Imago ♂: Kopf: Augen dicht behaart, dorsalwärts nicht verlängert. Schläfen tief ausgehöhlt. Hinter jedem Auge 1, selten 2 Postorbitalborsten. Vertikalborsten fehlen. Fühler 14gliedrig; Endglied distal abgestumpft und mit zahlreichen, langen Sinnesborsten; AR = 0,29—0,30. Färbung des Kopfes bräunlich.

Thorax: Färbung bräunlich bis braun, ohne deutlich ausgeprägte Streifung. Die recht kräftigen Loben des Antepronotums ohne Borsten. Humeralborsten, anteriore Notopleuralborsten und ventrale Episternalborsten fehlen. 1 lange posteriore Notopleuralborste vorhanden. 2 dicht hintereinander angeordnete, im medialen Thoraxbereich inserierende Dorsozentralborsten sowie 1 weitere, dicht vor dem Scutellum stehende Dorsozentralborste vorhanden. Alle 3 Borsten in hellen Malen stehend. 1 kurze, lamellenartige Borste (Acrostichalborste) im ovalen Dorsomedianfleck vorhanden. Humeralgruben klein, unauffällig. Scutellum median mit 2 dicht nebeneinander angeordneten Borsten. Flügeläderung (Abb. 68). Squama mit meist 1 Borste, bisweilen ganz nackt. Beine bräunlich. Echte Pulvillen fehlen. Sporne sowie Tibialkamm von $P_{III}$ vom normalen *Nanocladius*-Typus. $S_z$-Borsten fehlen. Eine deutliche Längsreihe von Stachelborsten auf den Tarsen vorhanden.

Abdomen: Bräunlich; Tergite VI und VII mit heller, aboraler Hälfte. Borstenanordnung insbesondere auf den Tergiten II—VII sehr charakteristisch: Jederseits 2 Lateralborsten sowie 2 nebeneinander angeordnete Medianborsten (Abb. 69). Hypopygium (Abb. 67).

Imago ♀: Färbung und Beborstung des Körpers weitgehend wie beim ♂. Antenne 6gliedrig (2. Glied jedoch deutlich medial eingekerbt). Endglied mit kräftigen, langen Sinnesborsten. Genitalsegmente (Abb. 70).

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven befanden sich auf Steinen in schnell strömenden Bachbereichen. In den Emergenzfängen trat die Art das ganze Jahr über auf. Ein Schlüpfmaximum lag jedoch eindeutig im August und September 1972. *N. jannae* war eine der häufigsten Arten in den Emergenzfängen.

Beziehungen zu verwandten Formen: *N. jannae* ist ein typischer Vertreter der Gattung *Nanocladius* (siehe hierzu auch FITTKAU und LEHMANN 1970). Der Bau des Hypopygiums ähnelt sehr dem der europäischen Arten *N. parvulus, rectinervis* und *balticus*. Das Chagrin bzw. die Bedornung der Puppenexuvie und des Prothorakalhornes zeigen jedoch Besonderheiten, so daß ohne exakte Untersuchung der Larven dieser Arten eine echte Verwandtschaft noch nicht diskutiert werden kann.

Untersuchtes Material: 3500 ♂ Emergenzfänge; 22 Larven zur Imago aufgezogen.

*Nanocladius (Nanocladius) ortsi* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut; 22. 11. 72; Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire). Paratypen sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Imagines ♂ und ♀ mit folgender abdominaler Beborstung der Tergite II bis VIII: Jederseits 2 laterale Borsten in einer Längsreihe sowie 4 (sehr selten einige Tergite mit 5—6) Borsten in einer medianen Querreihe. Puppenhaut mit schlankem, mit nur kurzen Spitzen besetztem Prothorakalhorn. Frontalborsten auf dem Frontalapotom deutlich kürzer und schwächer als bei *N. jannae.* Abdominaltergit V mit angedeutetem, Tergite VI und VII mit gut ausgeprägtem medianen Spitzenfeld. Eine dorsale, intersegmentale Bedornung fehlt weitgehend. Schwimmplatten jeweils mit nur 3 sehr feinen, dünnen, kurzen und distal nicht hakenförmig gebogenen Analborsten.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung leicht bräunlich. Frontalborsten auf dem Frontalapotom kurz und schwach (Abb. 76). Prothorakalhorn spitz, schlauchförmig und mit nur kurzen Spitzen besetzt (Abb. 77). Chaetotaxie des Thoraxbereiches weitgehend wie bei *N. jannae;* lediglich alle Borsten etwas schwächer. Abdominaltergit V stets mit angedeutetem, Tergite VI und VII mit gut entwickeltem Spitzenfleck (Abb. 78). Die lateralen Borsten von Pleurit VII meist als normale Borsten, bisweilen jedoch auch weitgehend als Schlauchborsten ausgebildet. Eine dorsale, intersegmentale Beborstung zwischen den Tergiten III/IV und IV/V fehlt weitgehend. Schwimmplatten jeweils mit nur 3 kurzen, dünnen, distal nicht hakenförmig gebogenen Analborsten sowie mit etwa 16 langen Schlauchborsten (Abb. 79).

Imago ♂: Die Imago ♂ ähnelt in der Kopf- und Thoraxbeborstung weitgehend der Imago ♂ von *N. jannae.* Der AR-Wert liegt zwischen 0,32 und 0,45. Im Gegensatz zu *N. jannae* weist der Thorax jederseits 4—5 Dorsozentralborsten auf. Humeralgruben sehr klein und schwer erkennbar. Antepronotum mit meist 1—2 lateralen Borsten. Das obere Drittel des Thorax durch die weitgehend miteinander verschmolzenen Streifen dunkelbraun; medialer Teil des Thorax gelblich-bräunlich; Sternopleurit dunkelbraun; Scutellum und Postnotum dunkelbraun. Flügeläderung wie bei *N. jannae;* Squama mit 1—2 Borsten. Flügellänge 1,0—1,1 mm. Beine bräunlich; weitgehend wie bei *N. jannae* im Hinblick auf Beborstung, Sporne und Tibialkämme. Deutliche Pulvillen fehlen ebenfalls. Abdomen bräunlich; aborale Hälften der Tergite VI und VII hell. Beborstung der Tergite II—VIII: Jederseits 2 laterale Borsten in einer Längsreihe sowie 4 (sehr selten einige Tergite mit 5—6) Borsten in einer medianen Querreihe (Abb. 75). Das Hypopygium wie bei *N. jannae.* Anhand nur des Hypopygiums sind somit diese beiden Arten nicht zu unterscheiden.

Imago ♀: Mit Ausnahme der abdominalen Tergitbeborstung, die der Imago ♂ entspricht, konnten keine weiteren signifikanten Unterscheidungsmerkmale zu *N. jannae* festgestellt werden.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven von *Nanocladius ortsi* wurden ebenfalls sehr häufig auf Steinen in schnell fließenden Bachbereichen nachgewiesen. Bisweilen befanden sich die Larven sowohl von *N. ortsi* als auch von *N. jannae* nebeneinander

auf denselben Steinen. Mehrfach wurden die Larven von *N. ortsi* jedoch ebenfalls auf abgestorbenem Pflanzensubstrat, das in den Bach gefallen war, in Ufernähe angetroffen, so daß die Art wohl nicht nur auf die schnell strömenden Bezirke allein angewiesen ist. Die Art trat — wenn auch nicht häufig — das gesamte Jahr über in den Emergenzfängen auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Auch hier gelten weitgehend die bereits bei *N. jannae* gemachten Ausführungen. Bei den gesamten bis heute bekannten *Nanocladius*-Arten müßten die Larven für eine Diskussion über verwandtschaftliche Beziehungen vorliegen. Zumindest zeigt jedoch auch diese hier beschriebene Art, daß die Gattung *Nanocladius* sehr gut und eindeutig von anderen Gattungen abgegrenzt werden kann.

Untersuchtes Material: 227, vorwiegend ♂, Emergenzfänge; 15 Larven zu Imagines aufgezogen.

*Parakiefferiella ephippium* Freeman 1956 comb. n.
FREEMAN 1956a: 342

Synonymie: *Nanocladius ephippium* Freeman 1956

Typus: Holotypus (1 Imago ♂; Natal, Mooi River, nr. Rosetta, 9. 1953, A. D. Harrison leg.) im British Museum, London.

Differentialdiagnose: Sehr kleine Art (Flügellänge 0,7—1,0 mm). Antennenendglieder der Imago ♂ distal stumpf-abgeplattet, mit rosettenförmig angeordneten, langen Sinnesborsten (Abb. 81). Thorax sowie Abdominalsegmente V, VIII und IX mit sehr grobkörnigem, braun-violettem „Pigment" ausgefüllt. Durch das Kochen mit Kalilauge wird dieses „Pigment" zerstört, und es zeigt sich, daß die Segmente I bis VII weißlich-gelblich, und lediglich die Segmente VIII und IX sowie der Thorax echt bräunlich-braun gefärbt sind. Puppenhaut auf den abdominalen Sterniten II und III median jeweils mit einem Fleck langer, kräftiger, analwärts gerichteter Dornen (Abb. 86).

Beschreibung:
Larve: unbekannt
Puppe: Insbesondere die Abdominaltergite I—V sowie alle Pleurite leicht bräunlich. Prothorakalhorn sowie Chaetotaxie des Thorax (Abb. 85). Frontalborsten (Abb. 84). Beborstung, Chagrin sowie Bedornung des Abdomens (Abb. 86).
Imago ♂: Kopf: Bräunlich bis braun. Nur etwa 2 bis 3 Postorbitalborsten jederseits unmittelbar hinter den Augen; Vertikalborsten fehlen. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Palpen normal. Antennengliederzahl sehr schwer feststellbar. Bisweilen sind innerhalb des Endgliedes (12. Glied) 1 bis 2 weitere Glieder angedeutet (wie in Abb. 81 dargestellt). Legt man 12 Glieder zugrunde, beträgt der AR-Wert 0,5; geht man bei den bereits erwähnten Exemplaren von 14 Gliedern aus, so liegt ein AR-Wert von 0,20—0,25 vor. FREEMAN (1956) gibt 14 Antennenglieder und einen AR-Wert von 0,2 bis 0,3 an. Antennenendglied distal plattenförmig abgestumpft und mit zahlreichen, langen, rosettenförmig angeordneten Sinnesborsten.
Thorax: Färbung braun bis bräunlich. Eine Streifung fehlt. Antepronotumloben relativ schmal, median leicht klaffend und jederseits mit meist nur 1 unauffälligen Lateralborste. Humeralgruben von sehr kleiner, länglicher, spaltartiger Form. Dorsozentralborsten lang, in hellen Malen stehend und relativ weit hinter dem Ante-

pronotum beginnend; jederseits 4 Borsten in einer Längsreihe, dicht hintereinanderstehend, sowie eine weitere 5. Borste weiter nach hinten, bis dicht vor das Scutellum versetzt. 2 posteriore Notopleuralborsten jederseits. Eine weitere Beborstung des Mesonotums fehlt. Mesonotalhöcker sehr deutlich ausgebildet und mit sehr kurzen Haaren besetzt; in Aufsicht kreisförmig. Scutellum lediglich median mit nebeneinanderstehenden Borsten. Flügel ohne Mikro- oder Makrotrichien, sehr fein punktiert. Squama ohne Franse. Form und Äderung des Flügels siehe Abb. 82. Beine gelblich bis leicht bräunlich. Tarsen mit Stachelborsten, jedoch ohne Sinneszapfen. Pulvillen fehlen; Empodien deutlich. $Tibia_1$ und $Tibia_2$ mit jeweils nur 1 recht langen Sporn; $Tibia_3$ mit 1 langen und 1 deutlich kürzeren Sporn. Nebenzähne aller Sporne nur schwach ausgeprägt; Tibialkamm vom normalen Typus.

Abdomen: Tergite I bis VII weißlich bis leicht gelblich. Tergite VIII bis IX bräunlich bis braun. Unter dem Chitin vorwiegend von Tergit V sowie von den Tergiten VIII und IX liegen grobkörnige, braunviolette „Pigment"-Ansammlungen, die durch das Kochen mit KOH zerstört werden. Diese „Pigmente", die auch im Thorax vorliegen, und die mir bei keiner anderen Chironomidenart in dieser Ausprägung bekannt sind, ähneln denen von *Ergasilus sieboldi* (Copepoda), einem Ektoparasiten bei Fischen. Diese „Pigmente" (vermutlich irgendwelche Stoffwechselendprodukte) unter dem Tergit V haben FREEMAN wohl auch dazu veranlaßt, ebenfalls dieses Segment als schwarz zu bezeichnen. Insbesondere die Tergite II bis VII mit einer medianen Querreihe von meist 5 langen Borsten. Analspitze breit, kurz und distal nackt (Abb. 80).

Imago ♀: Grundfärbung gelblich. Thorakalstreifung bräunlich und nicht miteinander verschmolzen. Abdomen gelblich; meistens stark angefüllt mit den bereits bei der Imago ♂ erwähnten grobkörnigen, dunklen Pigmenten. Diese sind oftmals im mittleren sowie im hinteren Bereich des Abdomens besonders stark konzentriert (siehe hierzu auch FREEMAN's Beschreibung des Weibchens!). Antenne 6gliedrig; Endglied distal nicht so stark abgeplattet wie beim ♂, aber ebenfalls mit rosettenförmig angeordneten, zahlreichen, langen Sinnesborsten ausgestattet. Genitalsegmente (Abb. 83).

Geographische Verbreitung: Nachgewiesen aus Natal, Transvaal sowie aus dem Kivu-Gebiet, Zaire. In der Coll. Dejoux eine Imago ♂ von der Elfenbeinküste (Fließgewässer in unmittelbarer Nähe der Grenze nach Liberia); vermutlich in ganz Westafrika verbreitet.

Ökologische Angaben: *P. ephippium* ist eine weitgehend rheobionte Fließgewässerart. Die Larven wurden ausschließlich auf Steinen in schnellströmenden Bachbereichen nachgewiesen. Auch die Fundortsangaben von FREEMAN bestätigen, daß diese Species nur an Fließgewässern gefangen wurde. In den Emergenzfängen trat diese Art das ganze Jahr über zumindest vereinzelt auf. Ab Mai, insbesondere aber im Juni und Juli 1972, wies *P. ephippium* die geringste Abundanz auf. Nach Angaben von SCOTT (1958) leben die Larven auf Steinen auch in Staubereichen von Fließgewässern.

Beziehungen zu verwandten Formen: FREEMAN (1956: 342) schreibt: „Structurally hardly to be separated from the Palaearctic species *N. coronata* Edwards, but the colour suggests it is a different species." Diese Species muß sowohl aufgrund der Flügeläderung, des Hypopygiums als auch anhand der Puppenhaut der Art *P. coronata* sehr nahe stehen. Doch weist das Prothorakalhorn der *coronata*-Puppe

keine Dörnchen auf; die medianen Spitzenflecken auf den Sterniten II und III fehlen ebenfalls bei *coronata*. *P. coronata* ist außerdem ein typischer Bewohner von oligotrophen Seen und sogar von Moorkolken (Brundin 1949: 716). Zur Gattung *Parakiefferiella* vgl. Wülker 1957b: 411—421.

Untersuchtes Material: 637 ♂, 705 ♀, Emergenzfänge. 18 Tiere Aufzuchten. 1 ♂ von Elfenbeinküste.

*Paratrichocladius micans* Kieffer 1918
Kieffer 1918: 81—82

Typus und Synonymie: Nach Hirvenoja (1973: 90): „*micans*" Kieffer (1918: 81—82, sub *Dactylocladius*): ♂, „Natal: New Hannover; Transvaal: Pretoria, 14. 7. 1912" im MNM. — *Trichocladius* nach Freeman (1955a: 368).

Synonym: = *dewulfi* Goetghebuer (1934c: 201—202, sub *Cricotopus*): ♂, ♀, Kisantu, Kongo, 4. 1931, de Wulf leg. im MRCB. — Syn. zu *Trichocladius micans* nach Freeman (1956a: 314)."

Differentialdiagnose: Innenlobus des Hypopygiums ♂ mit gut angedeutetem Anhang 2; die dorsale Kante der Styli (Endglieder) distal vor dem Griffel lediglich andeutungsweise zahnförmig ausgezogen. Prothorakalhorn sehr klein; lediglich ganz apikal mit wenigen, winzigen Dörnchen besetzt.

Beschreibung:

Larve: Mandibel, Hypochilum, Maxille, Antenne etc. siehe Abb. 92. Jeweils 6 lange Terminalborsten sowie etwas unterschiedlich lange Seitenborsten auf den praeanalen Borstenträgern. Klauen der vorderen Fußstummel gebogen, im distalen Bereich an der Innenkante gezähnt.

Puppe: Färbung bräunlich; Intersegmentalhäute braun. Frontalapotom spitz zulaufend. Frontalborsten fehlen. Borsten $dc_{1\text{-}3}$ (Dorsozentralborsten des Thorax) kräftig, $dc_4$ kurz und dünn. Thorakalhorn, Humeralborsten sowie mediane Borsten der Region des Antepronotums siehe Abb. 90. Dörnchenchagrin, Bedornung sowie Beborstung des Abdomens (Abb. 91). Sternite II—VIII insbesondere auf den lateral-oralen Bereichen jeweils mit einem Chagrin von sehr feinen, spitzen Dörnchen.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen behaart; dorsalwärts leicht verlängert. Jederseits 2 Vertikalborsten sowie 4 Postorbitalborsten. Antenne 14gliedrig; AR um 1,0.

Thorax: Färbung einheitlich braun bis dunkelbraun. Loben des Antepronotums mäßig entwickelt und mit 2—3 sehr zarten, lateralen Borsten; mediale Borsten fehlen. Deutliche Acrostichalborsten vorhanden. Dorsozentralborsten (Dorsolateralborsten) kräftig, weitgehend in einer einzeiligen Längsreihe angeordnet und in hellen Malen stehend. Etwa 3—4 posteriore Notopleuralborsten vorhanden; anteriore Notopleuralborsten sowie ventrale Episternalborsten des Mesothorax fehlen. Recht deutliche Humeralgruben vorhanden. Humeralborsten fehlen. Scutellum oral mit einer median unterbrochenen Borstenquerreihe von etwa 10 Borsten; anal-lateral auf jeder Ecke des Scutellums meist 3 weitere Borsten. Flügel unbehaart, aber grob punktiert. Flügeläderung (Abb. 88). Beine einheitlich braun. Alle Sporne sowie Kämme der Hintertibien vom normalen *Orthocladius*-*Cricotopus*-Typus. Sporne mit nur wenigen, sehr feinen, basalen Dornen. $S_z$-Borsten (Sinneszapfen) auf den Tarsen sowie Pulvillen fehlen.

Abdomen: Einheitlich braun bis dunkelbraun. Tergite mit jeweils einer Basalborsten- und Marginalborstenquerreihe sowie seitlich jeweils mit einer einzeiligen Längsreihe von Lateralborsten. Hypopygium (Abb. 87).

Imago ♀: Färbung sowie Thorakalbeborstung weitgehend wie beim ♂. Antenne 7gliedrig, mit kräftiger Praeapikalborste; oftmals sind jedoch das 2. und 3. Antennenglied nicht eindeutig voneinander getrennt. C:P = 1. Deutliche, zahlreiche $S_z$-Borsten (Sinneszapfen) auf den $Tarsen_1$ von $P_{II}$ und $P_{III}$. Deutliche Pulvillen fehlen. Genitalsegment (Abb. 89).

Geographische Verbreitung: Nach FREEMAN (1956a: 315): „Cape Province: 1 ♂, Port St. John, 5. 1924 (R. E. Turner); 1 ♂, 1 ♀, Outshorn, 10. 1931 (A. Mackie); 2 ♂, 2 ♀, Hout Bay, 2. 1951 (P. Brinck). Natal: 27 ♂, 10 ♀, Tugela River, Mooi River, Bushman's River, 9. 1953 (A. D. Harrison); 1 ♂ cotype, New Hanover; 4 ♂, 3 ♀, Weenen, 12. 23, 4.—5. 24, 6. 25 (H. P. Thomasset). Transvaal: 1 ♂ cotype, Pretoria; 2 ♂, Pretoria, 1954 (G. Rudebeck); 2 ♂, 1 ♀, Nelspruit, 10. 1954 (A. D. Harrison). Belgian Congo: type series of *dewulfi*, Kisantu, 4. 1931 (de Wulf). Uganda: 3 ♀, L. Victoria (W. W. Macdonald). Abyssinia: 1 ♂, 1 ♀, Dessie, 12. 35—1. 36 (J. W. S. Macfie). Yemen: 2 ♂, San'a, 7,900 ft., 9. 37—1. 38 (C. Rathjens)." In der Coll. Dejoux ein reichhaltiges Material (Imagines und Puppen, Driftproben aus Fließgewässern) aus Obervolta sowie von der Elfenbeinküste. Weiterer Nachweis: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven wurden hauptsächlich auf Steinen in schnellströmenden Bereichen des Kalengo vorgefunden. *Paratrichocladius micans* war eine sehr häufige Chironomidenart in den Emergenzfängen. SCOTT (1958) fand die Larven hauptsächlich auf Steinen in Zonen geringer Wasserströmung.

Beziehungen zu verwandten Formen: *Paratrichocladius micans* ist ein typischer Vertreter der Gattung *Paratrichocladius*, auch wenn bei der Imago ♂ $S_z$-Borsten auf $t_1$ von $P_{III}$ fehlen. Besonders die Puppenhaut von *P. micans* zeigt eine enge Beziehung zu *P. rufiventris* Meig.. Der Innenlobus mit seinem angedeuteten Anhang 2 weist große Ähnlichkeit mit *P. fontinalis* Saether 1969 auf. Da von dieser Species die Metamorphosestadien jedoch noch unbekannt sind, erübrigt sich zur Zeit eine Diskussion über eine eventuelle enge Verwandtschaft.

Untersuchtes Material: 946 ♂, 724 ♀, Emergenzfänge. Mehrere Aufzuchten.

*Paratrichocladius pierretti* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, April 1972, Kalengo, Kivu-See-Gebiet, Zaire) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Hypopygium ♂ mit annähernd dreieckigem Innenlobus (Basallobus). Stylus (Endglied) lang und kräftig, mit sehr kleinem, kurzem Griffel. „Dritte Spangen" (vermutlich identisch mit den intermedianen Parameren; siehe hierzu HIRVENOJA 1973: 25) sehr deutlich. AR = 0,5. Auf dem Thorax ganz median lediglich 2 dicht hintereinander inserierende Acrostichalborsten (Dorsomedianborsten). Scutellum ganz lateral lediglich jederseits mit 1 Borste.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen dorsalwärts nicht verlängert; behaart. Vertikalborsten fehlen. 2 bis 3 postorbitale Borsten jederseits vorhanden. Antennen 14glied-

rig; Endglied distal spitz zulaufend, mit etwa 8 deutlichen Sinnesborsten; AR = 0,5.

Thorax: Antepronotum mit kräftigen Loben, median deutlich klaffend. 3 laterale Borsten jederseits. Mediale Borsten fehlen. Humeralgrube klein. Humeralborsten und anteriore Notopleuralborsten fehlen. Jederseits 3 posteriore Notopleuralborsten. Ventrale Episternalborsten des Mesothorax fehlen. 12 kräftige Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe und in hellen Malen stehend. Ganz median auf dem Thorax lediglich 2 Acrostichalborsten (Dorsomedianborsten) dicht hintereinander. Scutellum nur ganz lateral auf jeder Seite mit 1 Borste. Flügel nackt, sehr fein punktiert; Adern bräunlich; $r_{2+3}$ weitgehend mir $r_{4+5}$ verschmolzen (Abb. 94). Gesamter Thorax braun, ohne deutlich abgesetzte Streifen. Beine braun. Sporne und Tibialkämme vom normalen *Orthocladius-Cricotopus*-Typus. Sporne mit nur sehr schwach entwickelten Nebenzähnen. Sehr kleine Pulvillen vorhanden. $S_z$-Borsten fehlen.

Abdomen: Braun; Tergitbeborstung relativ dicht, jedoch ohne deutliche Basalborstenquerreihen. Eine annähernd 2—3zeilige Medianborstenlängsreihe angedeutet. Marginalborsten sowie mehrere Lateralborsten vorhanden. Hypopygium (Abb. 93).

Imago ♀: unbekannt

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Es liegt lediglich 1 Imago ♂ als Emergenzfang aus dem Kalengo von Ende April 1972 vor. Nähere Angaben können somit nicht gemacht werden.

Beziehungen zu verwandten Formen: Da die Metamorphosestadien noch unbekannt sind, kann diese Art vorerst nur unter Vorbehalt in die Gattung *Paratrichocladius* Santos Abreu 1918 gestellt werden, zumal die Loben des Antepronotums bei *P. pierretti* kräftig entwickelt sind, median deutlich klaffen, und $r_{2+3}$ mit $r_{4+5}$ weitgehend verschmolzen ist.

Untersuchtes Material: 1 ♂; Emergenzfang.

*Rheocricotopus capensis* Freeman 1953

FREEMAN 1953a: 133

Synonymie: *Trichocladius capensis* Freeman 1953

Typus: Holotypus und Typenserie (♂ und ♀) vom Berg River, Cape Province; 4.—5. und 12. 1952; K. M. F. Scott leg.

Differentialdiagnose: Humeralgrube des Thorax der Imago ♂ groß und weit, vom *Rh. foveatus-gouini*-Typus. Scutellum jederseits ganz lateral mit 2 nebeneinander stehenden Borsten; im medianen Bereich ohne Borsten. Costa kaum über $r_{4+5}$ hinaus verlängert und auf der Höhe von $cu_1$ endend. Tergitbeborstung des Abdomens vom *Rh. gouini*-Typus (siehe LEHMANN 1969). Stylus (Endglied) des Hypopygiums distal an der Innenkante mit kräftiger Leiste (Zahn). „Dritte Spange" (vermutlich identisch mit den intermedianen Parameren; siehe HIRVENOJA 1973: 25, LEHMANN 1969: 349) plattenförmig. Puppenhaut vom *Rh. gouini*-Typus (LEHMANN 1969).

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung bräunlich. Zwei schwach entwickelte Frontalborsten auf der

Praefrons. Prothorakalhorn sowie Chaetotaxie des Thoraxbereiches (Abb. 99). Abdomen (Abb. 100 und Abb. 101). Auf den Segmenten IV—VI fehlt das mediane Spitzenfeld.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen dorsalwärts nicht verlängert, behaart. Jederseits meist nur 1 Vertikalborste sowie einige Postorbitalborsten vorhanden. Antenne 14gliedrig; Endglied distal spitz zulaufend und mit zahlreichen Sinnesborsten; AR = 1.

Thorax: Färbung braun bis dunkelbraun, ohne deutliche Streifen. Loben des Antepronotums mäßig entwickelt, ziemlich schmal, median schwach klaffend; 4 bis 6 kräftige Lateralborsten vorhanden; mediale Borsten fehlen. Humeralgruben groß und weit, annähernd quadratisch, vom *Rh. gouini*-Typus. Humeralborsten fehlen. Anteriore Notopleuralborsten fehlen. Jederseits 2 posteriore Notopleuralborsten. Etwa 13 kräftige Dorsozentralborsten (Dorsolateralborsten) jederseits in einer Längsreihe und in deutlich hellen Malen stehend. Einige wenige, kurze Acrostichalborsten (Dorsomedianborsten) nur ganz im vorderen Bereich des Mesothorax in Nähe des Antepronotums vorhanden. Ventrale Episternalborsten fehlen. Flügel fein punktiert; Äderung (Abb. 96). Costa kaum über $r_{4+5}$ hinaus verlängert, etwa in Höhe von $cu_1$ endend. Beine braun. Sinnesborsten fehlen; $Tarsen_{1-4}$ von $P_I$ mit jeweils einer deutlichen Stachelborstenlängsreihe. Sporne sowie Tibialkamm von $P_{III}$ vom normalen *Rheocricotopus*-Typus. Deutliche Pulvillen nicht ausgebildet, höchstens angedeutet.

Abdomen: Braun. Tergitbeborstung vom *Rh. gouini*-Typus (Lehmann 1969 sowie Abb. 97). Hypopygium (Abb. 95).

Imago ♀: Färbung wie ♂. Antenne 6gliedrig; mit zahlreichen Sinnesborsten, aber ohne Apikalborste. Vertikal- und Postorbitalborsten sowie Thoraxbeborstung weitgehend wie beim ♂; das Scutellum jedoch mit einer medianen Querreihe von etwa 7 Borsten. $S_z$-Borsten (Sinneszapfen) auf den Tarsen fehlen. $Tarsen_{1-4}$ von $P_I$ mit jeweils einer Längsreihe von zahlreichen Stachelborsten. Genitalsegment (Abb. 98).

Geographische Verbreitung: Nach Freeman (1956a: 317): „Cape Province: holotype and type series of both sexes from Berg River 4.—5. and 12. 1952, other specimens, 7. 10. and 11. (K. M. F. Scott). Natal: 1 ♀, Scottburgh, 7. 53 (A. D. Harrison); 1 ♂, 1 ♀, Estcourt, 4. 54 (W. D. Oliff). Transvaal: 1 ♀, Nelspruit, 9. 54 (A. D. Harrison); 1 ♂, Blyde River, 9. 1954 (A. D. Harrison). Tanganyika. 1 ♂, Amani, 3. 1955 (M. T. Gillies).“ Jetzt zusätzlich als weiterer Fundort Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven wurden in Bachbereichen geringer Wasserströmung angetroffen. Bevorzugtes Substrat war ins Bachbett gefallenes Laub und andere Pflanzenteile. Ganz vereinzelte Exemplare traten in den Emergenzfängen von April 1972 bis März 1973 auf. Scott (1958) schreibt über diese Art: „ . . . *Trichocladius capensis* . . . appear able to live in many different niches and in most of the zones.“

Beziehungen zu verwandten Formen: Zu nomenklatorischen Problemen der Gattungen *Trichocladius* und *Rheocricotopus* siehe Brundin 1956 und Lehmann 1969. Auf Grund der Tergitbeborstung des Abdomens und des Hypopygiums der Imago ♂ sowie der Puppenhaut weist *Rh. capensis* sehr viele Gemeinsamkeiten mit *Rh. gouini* Goetghebuer auf.

Untersuchtes Material: 18 ♂, Emergenzfänge. 13 ♂, 4 ♀, Aufzuchten.

*Bryophaenocladius (Odontocladius) brincki* Freeman 1955

FREEMAN 1955: 368. Siehe außerdem SAETHER 1973: 51—53 und 57 sowie ALBU 1974: 12.

Synonymie: *Eudactylocladius brincki* Freeman 1955: 252; *Chaetocladius brincki* Freeman 1956a: 330.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, Cape Province, Tzitzikama Forest, Storms River; T. Brinck leg.) im Universitätsmuseum Lund, Schweden.

Differentialdiagnose: Stylus gleich hinter der Basis lateral stark verbreitert, distal etwas nach oben abknickend (Abb. 102). Kurze, aber dicke Borsten auf dem knopfartigen Basallobus der Gonocoxite. 2. Palpenglied distal mit einer zahnförmigen Verlängerung (Abb. 103).

Beschreibung der Imago ♂: Siehe FREEMAN 1955: 368 und 1956. Eine sehr ausführliche Beschreibung einschließlich mehrerer Abbildungen ist bei SAETHER (1973: 51—53 und 57) zu finden. Deshalb kann hier auf eine erneute Darstellung dieser Species verzichtet werden. Palpus (Abb. 103), Flügel (Abb. 104), Hypopygium (Abb. 102). Erwähnt sei noch, daß bei der vom Kalengo stammenden Imago ♂ ein „Ansatz" von 5 Palpengliedern festzustellen ist (Abb. 103, Pfeil).

Larve, Puppe und Imago ♀ sind unbekannt.

Geographische Verbreitung: FREEMAN (1956a: 330): „Cape Province: holotype male, Tzitzikama Forest, Storms River (P. Brinck). Belgian Congo: 1♂, 3♀, P. N. A., cratère Mugunga (de Wulf); 2♂, Lulenga, Mission Rugari (de Wulf), all in Mus. R. Congo Belge. Kenya: 3♂, Molo, 10. 1954 (V. F. Eastop); 6♂, 1♀, Aberdare Range, Mt. Kinangop, 8,000 ft., 10. 1934 (F. W. Edwards)." Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Über die Lebensweise dieser Species ist nichts Gesichertes bekannt.

Beziehungen zu verwandten Formen: *B. (O.) brincki* ist sehr nahe verwandt mit *B. (O.) pectinatus* Albu 1974. Ich vermute, daß es sich eventuell bei diesen beiden Species um ein und dieselbe Art handelt. Da mir jedoch der Holotypus von *B. (O.) pectinatus* nicht vorlag, konnte diese Frage nicht entschieden werden.

Untersuchtes Material: 1♂, Kalengo (Emergenzfang), 28. 10. 1972.

*Bryophaenocladius kalengoensis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 23. 3. 73, Kalengo, Zaire) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Die Imago ♂ weist insbesondere durch den Stylus ein sehr charakteristisches Hypopygium auf: Endglied mit 5 Griffeln (Abb. 105).

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Etwa 11 lange Postorbitalborsten jederseits in einer Längsreihe bis zur Medianlinie des Kopfes verlaufend. Antenne 14gliedrig; Endglied distal sich gleichmäßig spitz verjüngend; AR = 1,3. Die Palpen sind beim Holotypus-Exemplar verlorengegangen. Weiteres Material lag nicht vor.

Thorax: Grundfärbung bräunlich. Thorakalstreifen braun, nicht miteinander ver-

schmolzen, deutlich ausgeprägt, aber mit unscharfen Grenzen. Scutellum bräunlich, die lateralen Bereiche braun. Postnotum braun. Loben des Antepronotums gut ausgebildet, median verschmälert und klaffend; etwa 4 Lateralborsten jederseits; weitere Beborstung fehlt. 7 bis 8 Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe und in hellen Malen stehend. Acrostichalborsten in einer Längsreihe angeordnet und nur im vorderen Bereich des Thorax (gleich hinter dem Antepronotum beginnend) vorhanden. 8 anteriore und posteriore Notopleuralborsten jederseits in einer einheitlichen Längsreihe angeordnet. Scutellum median mit einer Querreihe von 4 Borsten; die lateralen Bereiche ohne Borsten. Humeralgruben recht groß, oval, aber mit unscharfen Begrenzungen. Flügel unbehaart, jedoch grob punktiert; Äderung (Abb. 106). Costa deutlich über $r_4+_5$ hinaus verlängert. Beine braun. $Tibia_1$ mit 1 langen, geraden Sporn. $Tibia_2$ mit 1 langen und 1 kurzen Sporn, sowie mit 4 relativ kurzen, geraden, kräftigen Borsten, die kammartig angeordnet sind (vgl. ALBU 1974: 10). $Tibia_3$ mit normalem Kamm sowie mit 1 langen und 1 kurzen Sporn. Nebenzähne deutlich, jedoch eng anliegend. Pulvillen als schmal-längliche, nackthyaline, empodiumähnliche Zipfel ausgebildet. Empodien sehr klein. Krallen distal abgestumpft und gezähnt.

Abdomen: Bräunlich. Tergite mit zahlreichen Borsten ohne charakteristische Anordnung. Hypopygium (Abb. 105).

Imago ♀: unbekannt

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Lebensweise ist noch unbekannt. Vermutlich eine weitgehend terrestrische Art, die in das Emergenzfanghaus gedriftet wurde.

Beziehungen zu verwandten Formen: *B. kalengoensis* ist eine typische Species der Gattung *Bryophaenocladius* Thienemann (vgl. BRUNDIN 1956: 128—129): Analspitze nackt, durchsichtig und breit. Innenloben der Basalglieder — insbesondere Lobus 2 — von für *Bryophaenocladius* charakteristischer Anordnung und Struktur. Stylus — wie bei *Bryophaenocladius* oft — vom normalen Typus abweichend. Diese Species weist aufgrund des Hypopygiums (Anhänge der Gonocoxite, Form der Styli) gewisse Gemeinsamkeiten mit *B. scanicus* Brundin auf. Doch ist die artenreiche Gattung *Bryophaenocladius* noch zu wenig bearbeitet, um Definitives aussagen zu können.

Untersuchtes Material: 1 ♂, Emergenzfang.

*Corynoneura dewulfi* Goetghebuer 1935
GOETGHEBUER 1935: 364

Synonymie: *Corynoneura scotti* Freeman 1953b: 209

Typus: Holotypus von *dewulfi* (Imago ♂, Escarpement Kabasha, Chambi, 10. 1933, Zaire, de Wulf leg.) im Musée Royal du Congo Belge, Brüssel. Holotypus von *scotti* (Imago ♂, Kirstenbosch, 4. 1952, Cape Province, K. M. F. Scott leg.) im British Museum, London.

Differentialdiagnose: Hypopygium mit sehr charakteristischen Skleritspangen (Bogenspange mit dorsalem Fortsatz; Hakenspange an der Basis (Gelenkstelle) deutlich gabelförmig wie bei *C. lobata* Edw.; dritte Spange annähernd rechtwinklig). $Tibia_3$ distal-apikal mit s-förmiger Apikalborste und starkem Kamm (vgl. SCHLEE 1968: 120, 121 und 130).

Beschreibung:

Larve: Die Larven, die gesammelt werden konnten, sind nicht mehr vollständig erhalten. Kopf (Abb. 117, Abb. 118 und Abb. 119). Analsegment mit langen Analpinseln von jeweils 6 Borsten. Parapodien (vordere Fußstummel) mit kräftigen, gebogenen, nur spärlich gefiederten Krallen. Nachschieber ebenfalls mit kräftigen, leicht gebogenen Krallen.

Puppe: Thorax ganz leicht bräunlich; Abdomen ohne jede Pigmentierung. Frontalborsten (Abb. 114). Chaetotaxie des Thoraxbereiches (Abb. 115). Tergite, Pleurite sowie Sternite des Abdomens (Abb. 116). Tergite II bis VI sowie Sternite III bis VII ganz am analen Rand mit einer Querreihe sehr feiner Häkchendornen. Das Spitzenchagrin der Tergite sowie Sternite vorwiegend in jeweils mehr oder weniger deutlichen Dreier- oder Vierergrüppchen angeordnet. Neben den langen, meist 28 normalen Schlauchborsten der Schwimmplatte sind noch weitere Schlauchborsten zu unterscheiden: 1 lange Schlauchborste inseriert dorso-zentral am Ende der Schwimmplatte, 3 weitere lange, sehr kräftige Schlauchborsten sitzen ganz lateral an der Außenkante der Schwimmplatte (Abb. 116). Sternit II median mit einem Fleck starker, analwärts gerichteter Spitzen. Gonopodenscheiden auch beim ♂ deutlich kürzer als die Schwimmplatten.

Imago ♂: Kopf: Bräunlich. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Postorbitalborsten und Vertikalborsten fehlen. Palpus 4gliedrig, kurz; Glieder 1—3 kugelig; Endglied annähernd doppelt so lang wie die jeweiligen anderen Glieder. Antenne 11gliedrig. Bei einigen Exemplaren ist — wie oftmals auch bei *C. lobata* — die Trennlinie zwischen dem 10. und 11. Glied unvollständig. Betrachtet man die Antenne als 10gliedrig, so liegt der AR-Wert bei 0,25—0,45. Liegt eine deutlich 11gliedrige Antenne vor, so beträgt der AR-Wert 0,20—0,25. Bei nur 10 deutlichen Antennengliedern ist das Verhältnis Antennenendglied zu den Gliedern 9 und 8 zusammen = 1,2. Antennenendglied distal stets keulenförmig und mit einem apikalen Kranz von kräftigen Sinnesborsten.

Thorax: Loben des Antepronotums ohne Borsten, in Seitenansicht leicht keilförmig. Mesothorax im gesamten dorsalen Bereich braun, ohne abgesetzte Streifung. Gesamtes Sternopleurit braun. Scutellum und Postnotum braun. Seitenbereiche des Mesothorax bräunlich-braun. Acrostichalborsten fehlen. 5 Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe und in helleren Malen stehend. Die Borsten beginnen erst recht weit entfernt vom Antepronotumrand; die 3 ersten Borsten stehen dicht hintereinander; die 2 letzteren stehen isolierter. 2 posteriore Notopleuralborsten jederseits. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Scutellum median mit 2 nebeneinanderstehenden Borsten. Flügel (Abb. 109). Beine weißlich bis ganz leicht graubräunlich. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ mit 1 langen, geraden Sporn; dieser an der Basis mit winzigen, wenigen Nebenzähnen. $Tibia_2$ mit einem noch etwas längeren, stärkeren, geraden Sporn mit deutlichen Nebenzähnchen. $Tibia_3$ mit einem starken Kamm, einer kleinen s-förmigen Apikalborste sowie einem starken, langen, nur ganz leicht gebogenen Sporn (Abb. 110).

Abdomen: Bei den Exemplaren aus dem Kalengo waren die Tergite I bis IV stets weißlich-gelblich; die Tergite V bis VIII deutlich bräunlich. FREEMAN (1956: 362) führt aus: „Abdomen blackish, usually rather paler on four basal segments, occasionally whitish on these segments." Tergitbeborstung (Abb. 111). Hypopygium (Abb. 107 und Abb. 108). Analtergit ganz lateral jederseits mit 1 langen Borste; median bisweilen einige wenige, aber nur sehr kurze Börstchen vorhanden.

Imago ♀: Beborstung des Thorax und des Abdomens wie beim ♂. Palpen wie beim ♂. Antenne kurz, 6gliedrig; Endglied kaum länger als die vorherigen Glieder; apikal mit einem Kranz von Sinnesborsten. Färbung des Thorax insgesamt etwas heller als beim ♂. Streifung deutlich. Abdominaltergite III bis IX bräunlich. Flügel weitgehend wie beim ♂; lediglich der Clavus-Bereich ist deutlich stärker ausgeprägt und bräunlich punktiert (Abb. 113). Beine weitgehend wie beim ♂. Genitalsegmente (Abb. 112).

Geographische Verbreitung: Nach FREEMAN (1956a: 362): „Cape Province: holotype and some paratypes of *scotti*, Kirstenbosch, 4. 1952; other paratypes Berg River, Wellington and French Hoek, 5., 7., 9., 10. 1952 (all coll. K. M. F. Scott). Natal: 1 ♂, 1 ♀, Giant's Castle Camp, Bushman's River, 9. 1953 (A. D. Harrison). Transvaal: 8 ♂, 1 ♀, Lydenburg Distr., Santa River and 5 ♂, nr. Johannesburg, 4. 1955 (A. D. Harrison). Tanganyika: 12 ♂, Kilimanjaro, 3. 1951 (R. G. Tapley). Uganda: 1 ♂, 1 ♀, Ruwenzori Range, Kilembe, 4,500 ft., 12. 1934 (F. W. Edwards). Belgian Congo: holotype and paratypes 2 ♂, Escarpement Kabasha, Chambi 10. 1933 (de Wulf)." Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Diese Species schlüpfte massenhaft in den Aufzuchtboxen. Die Larven bevorzugen als Substrat Steine aus schnellfließenden Bachbereichen. Aber auch in den Uferzonen, wo Sand, feiner Schotter oder organische Ablagerungen (Pflanzenreste) vorlagen, wurden die Jugendstadien festgestellt. In den Emergenzfängen trat die Art das ganze Jahr über auf. Ein deutliches Minimum lag in den Monaten Juni und Juli, das Maximum im Oktober bis etwa einschließlich Dezember 1972. SCOTT (1958) wies als Habitat Steine in schnellfließenden Bereichen sowie auch Steine in Stillwasserzonen nach.

Beziehungen zu verwandten Formen: FREEMAN (1956a: 362) schreibt: „It is very similar to the Palaearctic species *C. celtica* Edwards, . . . ". Nachdem jedoch die Arbeit von SCHLEE (1968) vorliegt, muß *C. dewulfi* als sehr nahe verwandt mit *C. lobata* Edwards betrachtet werden (vgl. SCHLEE 1968: 43—48, 94—97, 120 und 130). Meine Annahme einer sehr nahen Verwandtschaft begründet sich zur Hauptsache auf den Bau des Hypopygiums einschließlich der Skleritspangen. Um eine ausführliche Analyse vornehmen zu können, müßten jedoch erst auch die Metamorphosestadien von *C. lobata* und *C. celtica* vorliegen.

Untersuchtes Material: 394 Tiere, Emergenzfänge. 100 Aufzuchten.

*Limnophyes natalensis* Kieffer 1914
KIEFFER 1914: 261

Synonymie: *Camptocladius natalensis* Kieffer 1914: 261, *Lymnophyes brevis* Goetghebuer 1934: 203, *Lymnophyes spinosa* Freeman 1953b: 206

Typus: Holotypus ♂ von *L. natalensis* (Cape Province, Stellenbosch) im South African Museum. Holotypus ♂ und Paratypen von *L. brevis* (Kisantu, Zaire) im Musée Royal du Congo Belge, Brüssel. Holotypus ♂ und Paratypen von *L. spinosa* (Cape Province, Kirstenbosch) im British Museum, London.

Differentialdiagnose und Beziehungen zu verwandten Formen: Eine brauchbare Differentialdiagnose kann nicht gegeben werden, da hierfür zunächst die palaearktischen Arten neu bearbeitet werden müßten. Eine solche Revision liegt zur Zeit jedoch noch nicht vor. Ein Bestimmungsschlüssel der nearktischen Species wurde von

Saether (1975: 1029—1056) gegeben. Dennoch halte ich es für verfrüht, diese afrikanische Art irgendwo einordnen zu wollen. Auch sollte noch ein weiterer Aspekt beachtet werden. Freeman (1956) hat für *L. natalensis* eine weite Verbreitung vom Sudan, Ostzaire, Uganda, Kenia, Rhodesien bis Südafrika angegeben. Ohne die Kenntnis der Metamorphosestadien und der Ökologie der Tiere aus den jeweiligen Gebieten ist es bei dieser in taxonomischer Hinsicht so problematischen Gattung nicht sicher, ob es sich in der Tat um ein und dieselbe Art handelt. Somit möchte ich an dieser Stelle deutlich darauf hinweisen, daß ich die aus den Kalengo-Emergenzfängen stammenden Tiere nur unter Vorbehalt der Kiefferschen Art *L. natalensis* zuordnen kann, obgleich die von Freeman gegebene Beschreibung — er hat den Kiefferschen Holotypus selbst untersucht — recht gut auf die Exemplare vom Kalengo zutrifft. Ob *L. natalensis* eventuell mit einer palaearktischen oder nearktischen Species identisch sein könnte, kann hier also nicht diskutiert werden.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Braun bis dunkelbraun, Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. 2 nebeneinanderstehende Vertikalborsten jederseits nahe der Medianlinie des Kopfes, sowie 2 bis 3 postorbitale Borsten jederseits hinter den Augen vorhanden. Palpen 4gliedrig, normal. Antenne 14gliedrig. Die Abgrenzung zwischen dem 12. und 13. Glied ist nur sehr undeutlich; Endglied distal leicht spitz zulaufend und mit mehreren, nicht sehr langen Sinnesborsten; eine Apikalborste fehlt; AR = 0,5—0,7 (nach Freeman AR = 0,3—0,8).

Thorax: Einheitlich braun bis braunschwarz. Loben des Antepronotums kräftig entwickelt, schirmförmig vorragend, median nur ganz wenig klaffend. Mesonotum vorn mit deutlichem Mesonotalfortsatz. Loben des Antepronotums ganz dorsal, dort wo beide Loben zusammentreffen, mit jeweils 1 kräftigen Borste. Acrostichalborsten fehlen. 9 bis 10 lange, kräftige Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe angeordnet; lediglich vorne zusätzlich 2 bis 3 weitere, etwas mehr lateral stehende Borsten. 5 bis 6 Notopleuralborsten jederseits in einer Längsreihe, deutlich vor der Humeralgrube endend. 4 bis 5 ventrale, schwächere Episternalborsten untereinander in einer Reihe vorhanden. Etwa 5 deutliche, skalpellförmige Borsten jederseits auf dem hinteren Teil des Mesonotums in einer Längsreihe zwischen der Längsreihe der Dorsozentralborsten und der Medianlinie des Mesothorax bis zum Rand des Scutellums verlaufend. Unmittelbar über der sehr kleinen, undeutlich ausgeprägten Humeralgrube ebenfalls 1 Skalpellborste. Halteren jeweils mit 2 kurzen feinen Borsten. Scutellum mit einer medianen Querreihe von 3 Borsten. Flügel dicht besetzt mit kurzen Mikrotrichien (Abb. 121). Beine braun. Tarsen ohne Sinneszapfen. Empodien deutlich; Pulvillen fehlen; Krallen distal leicht gezähnt. $Tibia_1$ mit 1 langen, schlanken Sporn. $Tibia_2$ mit 2 kürzeren, gleichlangen Spornen. $Tibia_3$ mit 1 langen, geraden und 1 kurzen Sporn; Tibialkamm normal. Nebenzähne aller Sporne unauffällig.

Abdomen: Braun bis schwärzlich. Tergite dicht beborstet. Insbesondere die mittleren Tergite andeutungsweise mit 3 nebeneinander verlaufenden Lateralborstenlängsreihen (Borstenzahl von außen nach innen meist 4, 3 und 2—3), sowie mit 2 parallel verlaufenden Medianborstenlängsreihen (je Reihe meist 3 Borsten). Hypopygium (Abb. 120).

Imago ♀: Weibchen lagen mir nicht vor. Freeman (1956a: 345) schreibt: „Female quite similar to male."

Geographische Verbreitung: FREEMAN (1956a: 345): „Cape Province: series from Kirstenbosch, Assegaibos and Bergvliet (K. M. F. Scott). Natal: 4♂, 2♀, Bushman's River, Estcourt, 9. 1953 (A. D. Harrison). Transvaal: 5♂, 3♀, nr. Johannesburg, 4. 1955 (A. D. Harrison); 13♂, 12♀, Waterval, nr. Lydenburg 4. 1955 (A. D. Harrison). S. Rhodesia: 5♂, Salisbury 4. 1956 (E. T. M. Reid). Belgian Congo: series from Parc Nat. Albert (de Witte and de Wulf); 1♀, Elisabethville, 3. 1939 (H. J. Brédo). Uganda: 13♂, 5♀, Mt. Elgon, 9,500 ft., 8. 1934 (J. Ford); 10♂, 5♀, Ruwenzori Range, Namwamba V., 13,500 ft., 12. 1934 (E. G. Gibbins); 9♂, 2♀, Ruwenzori Range, Nyamgasani V., 11,000 ft., 12. 1934 (D. R. Buxton); 4♀, Kigezi Prov., Mt. Muhavura, 13,500 ft., 11. 1934 (J. Ford); 10♂, 2♀, Kigezi Prov., Mt. Sabinio, 11,000 ft., 11. 1934 (J. Ford); 19♀, Kigezi Distr., Lake Mutamda, 6,00 ft., 11. 1934 (J. Ford). Kenya: 1♂, Aberdare Range, Nyeri Track, 11,00 ft., 10. 1934 (J. Ford); 1♂, Aberdare Range, Mt. Kinangop, 10,000 ft., 10. 1934 (F. W. Edwards). Sudan: 1♀, Helwan, 3. 1923 (S. Hirst)."
Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Lebensweise dieser Species ist unbekannt. Da sie regelmäßig über das ganze Jahr hindurch in den Emergenzfängen auftrat, kann jedoch vermutet werden, daß die Jugendstadien zumindest an sehr feuchte Habitate gebunden sind, wie sie etwa an den Randbereichen des Emergenzhauses vorlagen. Hierfür spricht auch, daß ich die Larven nie auf Substraten aus dem eigentlichen Bachbett vorfand.

Untersuchtes Material: 125♂, Emergenzfänge.

*Mesosmittia subnigra* Freeman 1953 comb. n.

*Smittia nigra* Freeman 1953b: 206—207; *Smittia subnigra* Freeman nom. n. 1956a: 352.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂; Cape Province, 10. 1952, Berg River, French Hoek Forest Reserve, K. M. F. Scott leg.), British Museum, London.

Differentialdiagnose: Hypopygium mit einer kammförmigen, beborsteten Erhebung (= Analspitze), die dicht vor dem Analrand des Tergites endet. Unterhalb dieser kammförmigen Erhebung liegen zwei schlitzförmige, unbehaarte Chitin-„Fenster" ganz am analen Rand des Tergites. Basallobus der Gonocoxite knopfförmig; ein hinterer, zweiter Anhang fehlt. Stylus distal aufwärts gebogen. Flügel mit reduziertem Anallappen; Costa über $r_{4+5}$ hinaus deutlich verlängert.

Beschreibung:
Larve und Puppe unbekannt.
Imago ♂: Kopf: Braun. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Jederseits etwa 5 Postorbitalborsten in zwei Querreihen angeordnet, fast bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Palpen 4gliedrig, normal. Antenne 14gliedrig; distal schlank und spitz zulaufend; AR = 0,85 (nach FREEMAN AR = 1,3).
Thorax: Färbung einheitlich braun ohne ausgeprägte Streifung (nach FREEMAN Färbung des Thorax schwarz). Loben des Antepronotums lateral breit, median deutlich verschmälert. Bei dem mir vorliegenden Exemplar lediglich 1 winzige Lateralborste vorhanden. 6 Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe angeordnet; erst relativ weit entfernt vom Antepronotum beginnend und in bräunlichen Malen stehend. Jederseits 3 posteriore Notopleuralborsten in einer Längsreihe. An

Acrostichalborsten konnte lediglich eine sehr kurze Borste im Mittelbereich der Dorsomedianlinie des Thorax festgestellt werden. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Humeralgruben nicht ausgeprägt. Mesonotalhöcker fehlt. Scutellum median mit 2 nebeneinanderstehenden Borsten. Flügel nackt, sehr fein punktiert. Costa deutlich über $r_{4+5}$ hinaus verlängert. Anallappen reduziert. Squama ohne Franse (Abb. 123). Beine bräunlich-braun (nach FREEMAN dunkelbraun oder schwarz). Tarsen normal; ohne echte Stachelborsten und ohne Sinneszapfen. $Tibia_1$ mit 1 langen, geraden Sporn; $Tibia_2$ mit nahezu 2 gleich langen, deutlichen Spornen; $Tibia_3$ mit 1 langen und 1 weiteren, halb so langen Sporn sowie mit einem Kamm vom normalen Typus. Nebenzähne bei allen Spornen nur an der Basis vorhanden, nicht sehr auffällig. Empodien deutlich entwickelt. Pulvillen fehlen.

Abdomen: Braun (nach FREEMAN schwarz). Tergite mit 2 angedeuteten Borstenquerreihen; Hypopygium (Abb. 122).

Imago ♀: Nicht mit Sicherheit bekannt.

Geographische Verbreitung: Cape Province, Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Über die Lebensweise dieser Species ist nichts bekannt. Vermutlich liegen wie bei der palaearktischen Art *M. flexuella* Edwards terrestrische Jugendstadien vor, da sie in den Emergenzfängen nur ein einziges Mal auftauchte.

Beziehungen zu verwandten Formen: Wie nahe verwandt *M. subnigra* mit der palaearktischen Art *M. flexuella* ist, kann noch nicht entschieden werden. Es müßten erst die Metamorphosestadien vorliegen. Die Imagines ♂ von *subnigra* und *flexuella* unterscheiden sich anhand des Hypopygiums sowie der Flügelform und Äderung jedoch eindeutig. Dennoch kann auf Grund der von BRUNDIN (1956: 163 bis 164) aufgestellten Gattungsdiagnose *subnigra* recht sicher in diese Gattung eingeordnet werden, zumal wenn man berücksichtigt, daß dieses Genus bis jetzt als monotypisch galt. Bereits FREEMAN (1956a: 352) bemerkte die Schwierigkeit, diese afrikanische Species in die Gattung *Smittia* Holmgren einzuordnen, denn er schreibt: „This species does not fit easily into any of Edwards'groups."

Untersuchtes Material: 1 ♂ (13. 4. 1972, Emergenzfang).

*Parametriocnemus scotti* Freeman 1953 comb. n.

FREEMAN 1953a: 129

Synonymie: *Metriocnemus scotti* Freeman

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, Cape Province) im British Museum, London.

Differentialdiagnose: Hypopygium mit deutlich entwickelter Analspitze. Diese nur im distalen Bereich nackt und mit leicht abgerundeter Spitze. Innenlobus der Basalglieder annähernd dreieckig. Endglied der Antenne leicht keulenförmig, distal mit zahlreichen, langen, geschwungenen Borsten sowie einer feinen Apikalborste. Puppenhaut mit kräftig ausgebildetem Prothorakalhorn; Thoraxbereich warzig strukturiert. Tergite und Sternite des Abdomens mit dichtem, zum großen Teil feinem Spitzchenchagrin besetzt. Intersegmentalhäute fleckigmosaikartig strukturiert.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung bräunlich. Frontalborsten fehlen. Prothorakalhorn sowie Chaetotaxie des Thoraxbereiches (Abb. 126). Tergite und Sternite des Abdomens (Abb. 127).

Imago ♂: Kopf: Bräunlich. Augen nackt; dorsalwärts stegartig verlängert. Jederseits reichen etwa 10 starke Postorbital- bzw. Vertikalborsten, in einer Querreihe angeordnet, fast bis zur Medianlinie des Kopfes. Palpen 4gliedrig, normal. Fühler 14gliedrig; Endglied distal mit zahlreichen (meist 10) hyalinen, deutlich geschwungenen Sinnesborsten sowie 1 feinen, sehr unauffälligen, geraden Apikalborste; AR = 0,7—1,0.

Thorax: Grundfärbung gelblich-bräunlich. Streifung, Sternopleurit sowie Postnotum braun. Loben des Antepronotums gut entwickelt, median leicht klaffend, mit meist 3 sehr feinen, kurzen Lateralborsten. Humeralgruben sehr klein und oftmals nur schwer feststellbar. Acrostichalborsten kräftig, unmittelbar hinter dem Antepronotum beginnend und in einer Längsreihe verlaufend; etwa das erste Drittel der Medianlinie des Mesonotums einnehmend. Jederseits etwa 7 Dorsozentralborsten in hellen Malen in einer Längsreihe angeordnet und erst recht weit hinter dem Antepronotum beginnend. Jederseits eine Längsreihe von 4 bis 5 posterioren Notopleuralborsten. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Scutellum mit einer medianen Querreihe von meist 7 kräftigen Borsten sowie am Vorderrand mit einigen weiteren (meist 3—4), sehr viel schwächeren Borsten. Flügel (Abb. 125). $r_{2+3}$ sehr undeutlich ausgebildet, verläuft dicht an $r_{4+5}$ und endet etwas vor der Costa. Beine gelblich-bräunlich. Tarsen ohne Sinneszapfen und ohne deutlich ausgebildete Stachelborsten. $Tibia_1$ mit 1 schlanken, langen, geraden Sporn. $Tibia_2$ mit 2 sehr kurzen, meist gleich langen Spornen. $Tibia_3$ mit normalem Kamm und 1 langen, schlanken, geraden Sporn sowie 1 sehr kurzen Sporn. Seitenzähne aller Sporne kaum feststellbar. Empodien gut entwickelt. Pulvillen sehr klein, nur angedeutet. Krallen distal spitz, nicht gezähnt.

Abdomen: Bräunlich. Tergite mit ziemlich weitläufiger, keiner sehr charakteristischen Borstenanordnung. Hypopygium (Abb. 124). Die Analspitze und die Basalloben der Gonocoxite können in ihrer Form variieren.

Imago ♀: Die Imagines ♀ wurden von mir nicht näher untersucht, da mir die Puppenstadien als gesicherter Nachweis einer Zugehörigkeit dieser Weibchen zu *P. scotti* fehlten. Freeman (1956a: 300) schreibt: „Resembles male; wing hairs denser, so that basal half of posterior fork has two or three rows."

Geographische Verbreitung: Nach Freeman (1956a: 300): „Abyssinia: 1 ♂, 1 ♀, Dessie, 12. 35—1. 36 (J. W. S. Macfie). Kenya: 1 ♂, Aberdare Range, Mt. Kinangop, 8,000 ft., 10. 34 (F. W. Edwards). Uganda: 1 ♂, Ruwenzori Range, Kilembe, 4,500 ft., 12. 34—1. 35 (F. W. Edwards). N. Rhodesia: 1 ♂, Chilanga, 7. 1913. Natal: 1 ♂, 2 ♀, Tugela River, Drakensberg, 5,000 ft. (A. D. Harrison). Cape Province: various specimens from Kirstenbosch (type locality), Platteklip Gorge and Assegaibos (K. M. F. Scott)." Nach Freeman ist diese Species die weitverbreitetste afrikanische Chironomidenart. Diese Vermutung kann bestätigt werden. In der Coll. Dejoux fand ich zahlreiche Imagines und Puppen (Driftproben) aus Fließgewässern Overvoltas, des Senegals sowie der Elfenbeinküste. Zusätzlicher Fundort das Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven meiden die schnell strömenden Bachbereiche. Sie bevorzugen als Substrat Sand- und Feinkiesbänke, die mit allochthonem Pflanzenmaterial gut durchsetzt sind. In den Emergenzfängen trat die Art das ganze Jahr über regelmäßig auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: *P. scotti* ist sehr nahe verwandt mit der

palaearktischen Art *P. stylatus* Kieffer sowie mit der nearktischen Species *P. lundbecki* Johannson (vgl. Brundin, 1956: 136, Kownacka und Kownacki, 1967: 187 bis 191, sowie Saether, 1969: 115—119). Erwähnt sei in diesem Zusammenhang auch, daß von Kownacki und Zosidze (1973: 127—130) eine Unterart *P. stylatus adzharicus* aus Khala, Kleiner Kaukasus, beschrieben worden ist. Bei Vorlage eines reichhaltigeren Materials verschiedener Populationen aus der Holarktis sowie aus der Aethiopis würde sich vermutlich herausstellen, daß *P. lundbecki, P. stylatus* und *P. scotti* zu einer einzigen Art zusammengefaßt werden könnten. Saether (1969: 119) schreibt ebenfalls in ähnlichem Sinne: „*P. stylatus* is known to be very variable (Thienemann 1937b, p. 28—29) so the possibility that *P. stylatus* is a synonym of *P. lundbecki* (Joh.) cannot be quite excluded."

Untersuchtes Material: 249 ♂, 114 ♀, Emergenzfänge; 4 ♂, Aufzuchten.

*Pseudorthocladius bernadetti* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 19. 4. 1972, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Augen dorsalwärts nicht verlängert. Analtergit mit zahlreichen, kräftigen, langen Borsten. Gonocoxite ohne Anhänge.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Gelblich-bräunlich. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Jederseits 8 Postorbitalborsten, die nicht bis zur Medianlinie des Kopfes reichen. Vertikalborsten fehlen. Palpen 4gliedrig, normal. Antennen 14gliedrig. Endglied der Antenne distal zugespitzt; mit einer Apikalborste sowie mit mehreren normalen Sinnesborsten (— wie bei *P. filiformis* Kieffer, siehe Lehmann 1971: 539); AR = 0,6.

Thorax: Grundfärbung gelblich. Streifung braun und deutlich abgegrenzt. Median-dorsale Mesonotalstreifen verschmolzen; sie beginnen unmittelbar hinter dem Pronotum und enden auf der Mitte des Mesothorax. Laterale Mesonotalstreifen von den medianen Streifen weit getrennt. Unterer Bereich des Sternopleurites braun. Scutellum gelblich. Postnotum bräunlich-braun. Mesonotalhöcker fehlt. Humeralgruben sehr klein und nur sehr schwer feststellbar. Loben des Antepronotums gut entwickelt, median klaffend; jederseits mit 3 lateralen Borsten. Acrostichalborsten fehlen. Etwa 12 Dorsozentralborsten jederseits, in leicht hellen Malen stehend; sie beginnen — in einer Längsreihe verlaufend — recht weit hinter dem Antepronotum. Vorne eine Längsreihe von 2 bis 3 weiteren Dorsozentralborsten dicht unterhalb der Hauptreihe. Alle Dorsozentralborsten verlaufen oberhalb der lateralen Mesonotalstreifen. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Halteren mit 2 bis 3 winzigen Borsten. Scutellum median mit einer Querreihe von meist 9 kräftigen Borsten; oberhalb von diesen im medianen Bereich eine weitere Querreihe von 3 bis 4 deutlich schwächeren, kürzeren Borsten. Flügel nackt, fein punktiert (Abb. 129). Beine gelblich-bräunlich. Tarsen ohne echte Stachel- und Sinnesborsten. Empodien deutlich. Pulvillen winzig, nur angedeutet. $Tibia_1$ mit 1 langen Sporn. $Tibia_2$ mit 2 kurzen, gleich langen Spornen. $Tibia_3$ mit 1 langen, geraden Sporn sowie mit 1 kurzen Sporn, der kaum die halbe Länge des anderen Spornes erreicht. Nebenzähne aller Sporne nur schwach ausgebildet. Tibialkamm normal.

Abdomen: Gelblich bis leicht bräunlich. Tergitborsten zahlreich und ohne charakteristische Anordnung. Hypopygium (Abb. 128).

Imago ♀: Nicht mit Sicherheit bekannt.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: In den Emergenzfängen trat diese Art nur ganz vereinzelt von Juni bis einschließlich Oktober 1972 sowie wieder im Januar bis März 1973 auf. Auf Substraten des eigentlichen Bachbettes konnten die Larven nicht nachgewiesen werden. Vermutlich leben die Jugendstadien weitgehend halbterrestrisch bzw. in sehr seichten Uferbereichen.

Beziehungen zu verwandten Formen: *P. bernadetti* unterscheidet sich von den holarktischen Arten der Gattung *Pseudorthocladius* hauptsächlich durch die völlige Reduzierung des Innen- bzw. Basallobus des Gonocoxits. Eine Rückbildung des Basallobus ist bereits bei den palaearktischen Arten *P. curtistylus* Goetgh. und *P. filiformis* Kieff. zu beobachten (vgl. Brundin 1947, Tafel 5, Fig. 30, sowie Lehmann 1971, Fig. 23). Einen noch sehr kräftig ausgebildeten Basallobus weist die nearktische Species *P. dumicaudus* Saether auf (vgl. Saether 1969, Fig. 69).

Untersuchtes Material: 40♂, Emergenzfänge. 1 ♀, aber nicht mit Sicherheit *P. bernadetti* zugeordnet.

*Pseudosmittia subtrilobata* Freeman 1956 comb. n.

Freeman 1956a: 357—358

Synonymie: *Smittia subtrilobata* Freeman

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, Transvaal: Gladdespruit, nr. Badplasts, 9. 1954, A. D. Harrison leg.) im British Museum, London.

Differentialdiagnose: Hypopygium des ♂ sehr charakteristisch durch die Anhänge der Gonocoxite (Abb. 130). Diese Species ist somit leicht und eindeutig zu identifizieren.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen unbehaart, dorsalwärts nicht verlängert. Echte Vertikalborsten fehlen; nur wenige Postorbitalborsten jederseits hinter den Augen. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; Endglied distal abgestumpft, leicht keulenförmig und mit zahlreichen, kräftigen, aber recht kurzen Sinnesborsten; AR = 1,0 bis 1,1.

Thorax: Braun bis schwarz-braun. Loben des Antepronotums nicht sehr kräftig, median nicht miteinander verwachsen; jederseits mit 1 lateralen Borste; eine weitere Beborstung des Antepronotums fehlt. Humeralgruben sehr klein und schwer feststellbar. Jederseits 4 posteriore Notopleuralborsten. Anteriore Notopleural- und Humeralborsten fehlen. 9 Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe und in hellen Malen stehend. Acrostichalborsten sowie eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlen. Mesonotalhöcker in Aufsicht rundlich und mit 2 winzigen, nebeneinander stehenden Borsten. Scutellum jederseits lateral mit einer Querreihe von meist 3 Borsten; im medianen Bereich ohne Borsten. Flügel nackt; Squama ohne Fransen; Costa nicht sehr stark, aber doch deutlich über $r_{4+5}$ hinaus verlängert; $r_{2+3}$ nicht sehr deutlich und in der Nähe von $r_{4+5}$ verlaufend (Abb. 131). Beine

bräunlich bis braun. $Tibia_1$ mit 1 langen Sporn; $Tibia_2$ mit 1 kurzen bis mittellangen und 1 langen Sporn. $Tibia_3$ mit einem normal ausgeprägten Kamm, mit 1 langen, leicht geschwungenen Sporn sowie 1 weiteren Sporn, der nur knapp halb so lang ist. Nebenzähne aller Sporne nur sehr schwach entwickelt. Krallen am Ende stumpf und leicht gezähnt. Empodien gut entwickelt; Pulvillen fehlen.

Abdomen: Braun bis dunkelbraun. Abdominaltergite mit einer angedeuteten oralen und aboralen Borstenquerreihe sowie jederseits mit wenigen Lateralborsten in einer Längsreihe. Hypopygium (Abb. 130). — Imago ♀ unbekannt.

Geographische Verbreitung: Transvaal; Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Über die Lebensansprüche dieser Art können noch keine genaueren Angaben gemacht werden. Eine Aufzucht gelang nicht. Vermutlich handelt es sich bei dieser Species um eine weitgehend terrestrische Art. Die beiden Imagines ♂ (27. 8. 72 und 9. 1. 73) aus den Emergenzfängen sind eventuell in das Fanghaus von oberhalb hineingedriftet worden.

Beziehungen zu verwandten Formen: FREEMAN (1956a: 357) schreibt: „This species is hardly to be distinguished from the Palearctic species *trilobata* Edwards. The differences lie in the grater reduction of anal lobe, the clearer wings, the slightly produced costa and the slightly differently shaped coxite lobes."

*P. subtrilobata* hat in der Tat sehr große Ähnlichkeit mit *P. trilobata,* wenn auch beide Arten eindeutig anhand der Anhänge der Gonocoxite voneinander zu trennen sind. Doch Anordnung und ähnliche Ausprägung gerade dieser Anhänge lassen es berechtigt erscheinen, eine enge Verwandtschaft zwischen diesen beiden Species anzunehmen.

Untersuchtes Material: 2♂, Emergenzfänge.

*Pseudosmittia topei* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 8. 5. 72, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie Paratypen in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Hypopygium mit einer kräftigen, langen, mit dicken, kurzen Haarborsten besetzten Analspitze. Basalloben der Gonocoxite annähernd dreieckig. Flügel mit wenig geschwungener $cu_2$ und mit stark reduziertem Anallappen. Alle Adern mit Ausnahme der Costa nackt.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen dorsalwärts nicht verlängert, nackt. Meist nur 2 Postorbitalborsten jederseits unmittelbar hinter den Augen. Jederseits 3 schwache Vertexborsten in einer Querreihe fast bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Palpen 4gliedrig, normal. Antenne 14gliedrig. Endglied der Antenne distal keulenförmig mit mehreren kurzen Sinnesborsten; zusätzlich 2 kräftige, starre, kurze Sinnesborsten praeapikal (— solche Borsten — allerdings zahlreicher — sind auch bei vielen anderen *Pseudosmittia*-Arten vorhanden [vgl. STRENZKE 1950: 293]). AR = 0,7—0,8.

Thorax: Färbung braun und ohne Streifung. Loben des Antepronotums bei Seitenansicht leicht keilförmig auslaufend, jedoch median wenig getrennt (— ähnlich wie bei *P. triappendiculata* Goetgh.; vgl. BRUNDIN 1956: 166); jederseits 2 Lateralborsten vorhanden. Mesonotalhöcker unauffällig, mit 2 winzigen, nebeneinander

stehenden Borsten. Jederseits meist 12 Dorsozentralborsten in einer Längsreihe. Acrostichalborsten fehlen. Jederseits 4 posteriore Notopleuralborsten. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Scutellum mit einer median unterbrochenen Querreihe von 6 Borsten. Humeralgruben nicht entwickelt. Flügel nackt, nicht punktiert, mit reduziertem Anallappen. Alle Adern mit Ausnahme der Costa nackt (Abb. 133). Beine braun. Tarsen ohne echte Stachelborsten und ohne Sinneszapfen. Pulvillen fehlen; Empodium deutlich; Krallen distal spitz. $Tibia_1$ mit 1 schlanken, geraden, langen Sporn. $Tibia_2$ ebenfalls mit nur 1 deutlichen, geraden Sporn. $Tibia_3$ mit 1 langen und 1 kurzen Sporn von kaum halber Länge. Nebenzähne aller Sporne nur schwach und undeutlich ausgebildet. Tibialkamm normal.

Abdomen: Braun. Tergite II bis VIII mit einer oralen und aboralen Borstenquerreihe. Hypopygium (Abb. 132).

Imago ♀: unbekannt

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Über die Lebensweise können keine gesicherten Angaben gemacht werden, da eine Aufzucht dieser Species nicht gelang. Sie trat in den Emergenzfängen nur ganz vereinzelt und sporadisch auf, so daß lediglich ein Hineindriften dieser Art in das Emergenzhaus angenommen werden muß. So weit bekannt, haben die *Pseudosmittia*-Arten in der Mehrzahl eine terrestrische Lebensweise.

Beziehungen zu verwandten Formen: Da die Metamorphosestadien nicht vorliegen, kann über eine eventuelle Zuordnung dieser Species zu einer der palaearktischen *Pseudosmittia*-Arten nichts Gesichertes ausgesagt werden. Eine Einordnung von *P. topei* in eine der von Brundin (1956: 169—170) aufgestellten, nordeuropäischen *Pseudosmittia*-Gruppen ist ebenfalls nicht eindeutig durchzuführen, da diese afrikanische Art sich insbesondere durch die lange, kräftige Analspitze von allen bisher beschriebenen *Pseudosmittia*-Species auffällig unterscheidet.

Untersuchtes Material: 5 ♂, Emergenzfänge.

*Thienemanniella fuga* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 1. 9. 1972, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Imago ♂ mit 9gliedriger Antenne; AR = 0,3. Gonocoxite ohne Basalloben. Dritte Spange hyalin, nur schwer feststellbar. Analtergit lediglich mit 2 kurzen Borsten auf dem mittleren Bereich des Analtergitrandes sowie jederseits ganz lateral mit 1 weiteren kurzen Borste (Abb. 134).

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Thorax sowie die Abdominaltergite V bis IX insbesondere in den lateralen Bereichen ganz leicht bräunlich. Frontalborsten (Abb. 143). Chaetotaxie des Thorax (Abb. 142). Chagrin, Bedornung etc. des Abdomens (Abb. 144). Sternite I bis IV ohne Spitzchen und Dornen. Schwimmplatten jederseits mit etwa 26 langen Schlauchborsten sowie jederseits mit weiteren 4 Schlauchborsten, wie sie bereits bei *Corynoneura dewulfi* beschrieben wurden.

Imago ♂: Kopf: Augen behaart; dorsalwärts nicht verlängert. Postorbital- und Vertikalborsten fehlen. Palpen normal, 4gliedrig; Verhältnis 4. Glied zum 3. Glied = 2,2—2,3. Antenne 9gliedrig. Alle Glieder eindeutig getrennt, ohne Andeutungen

von Verschmelzungserscheinungen; Endglied kurz, distal abgestumpft und mit mehreren kurzen, feinen Sinnesborsten; AR = 0,29—0,30.

Thorax: Grundfärbung gelblich-bräunlich. Streifung bräunlich-braun, jedoch nicht scharf abgegrenzt. Die medianen Dorsalstreifen sind miteinander verschmolzen; sie beginnen unmittelbar hinter dem Antepronotum und reichen bis zur Hälfte der dorso-medianen Linie des Mesothorax. Die lateralen Dorsalstreifen verlaufen jederseits unterhalb der Dorsozentralborstenlängsreihe. Unterer Bereich des Sternopleurites bräunlich-braun. Scutellum bräunlich. Postnotum bräunlich-braun. Loben des Antepronotums in Seitenansicht leicht keilförmig, median klaffend; jederseits mit 1 Lateralborste. Acrostichalborsten fehlen. Jederseits 9 bis 10 Dorsozentralborsten in einer Längsreihe, nicht unmittelbar hinter dem Antepronotum beginnend. Jederseits 3 posteriore Notopleuralborsten (2 Borsten stehen hintereinander, 1 Borste steht unter der ersten Borste dieser beiden). Humeralgruben nicht ausgebildet. Scutellum median mit 2 nebeneinanderstehenden Borsten. Flügel (Abb. 135). Halteren jeweils mit einer kurzen, feinen Borste. Beine gelblich. Echte Pulvillen fehlen. Vierte Tarsenglieder kurz (Abb. 141). Sporne (Abb. 141).

Abdomen: Gelblich-bräunlich. Tergitbeborstung (Abb. 136). Hypopygium (Abb. 134). Gonocoxite ohne Basalloben. Dritte Spangen sehr hyalin. Analtergitrand im medianen Bereich mit 2 kurzen, unauffälligen Borsten sowie in den ganz lateralen Bereichen mit jeweils 1 kurzen Borste.

Imago ♀: Kopf: Augen, Palpen sowie Beborstung wie beim ♂. Antenne 6gliedrig; (Abb. 137).

Thorax: Färbung und Beborstung wie beim ♂. Flügel (Abb. 140). Beine (Abb. 141).

Abdomen: Färbung wie beim ♂; Tergitbeborstung (Abb. 139). Genitalsegmente (Abb. 137).

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven bevorzugen die Bachbereiche mit starker Wasserströmung. Die Larven wurden nur auf Steinen vorgefunden. In den Emergenzfängen trat diese Species das ganze Jahr über regelmäßig auf. Die meisten Individuen wurden von April bis Juni 1972 gefangen.

Beziehungen zu verwandten Formen:

Von den mir bekannten palaearktischen Arten unterscheidet sich *T. fuga* hauptsächlich durch das Fehlen der Basalloben der Gonocoxite. Freeman (1956: 365 bis 368) führt 3 Species aus Afrika an. Von diesen 3 Arten weist *T. fuga* gewisse Gemeinsamkeiten insbesondere mit *T. lineola* Freeman auf. Diese Species ist ebenfalls aus Zaire (Escarpement Kabasha, Chambi) bekannt. Die Gemeinsamkeiten liegen vor allen Dingen in dem Bau des Hypopygiums, in der Flügeläderung sowie in den kurzen Antennenendgliedern. Wie nahe die Art von Freeman jedoch tatsächlich mit *T. fuga* verwandt ist, kann hier noch nicht abgeklärt werden.

Untersuchtes Material: 149 ♂, 36 ♀, Emergenzfänge; 1 ♂, 3 ♀ aus Aufzucht.

*Thienemanniella safi* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 13. 4. 72, Kalengo, Kivu-See-Gebiet, Zaire) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Hypopygium der Imago ♂ mit deutlich ausgeprägter Drit-

ten Spange (vgl. SCHLEE 1968: 121). Lobus des Basalgliedes ebenfalls gut ausgebildet. Endglied distal neben dem Griffel mit einer spitzen, zahnförmigen Verlängerung. Abdominaltergite I bis III weißlich, IV bis V bräunlich, VI bis VIII nur im oralen Bereich bräunlich, Tergit IX bräunlich.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Augen behaart, dorsalwärts nicht verlängert. Postorbital- und Vertikalborsten fehlen. Palpen 4gliedrig, normal (Verhältnis 4. Glied zu 3. Glied = 2,5). Fühler 13gliedrig; Endglied distal keulenförmig; apikal mit mehreren, kurzen Sinnesborsten; AR = 0,3.

Thorax: Grundfärbung gelblich. Streifung getrennt, aber nicht sehr scharf begrenzt. Dorsomedianstreifen verschmolzen; sie beginnen gleich hinter dem Antepronotum und reichen bis zur Hälfte der Dorsomedianlinie des Mesothorax. Dorsolateralstreifen braun; sie verlaufen unterhalb der jeweiligen Längsreihe der Dorsozentralborsten. Der ventrale Teil des Sternopleurits braun. Scutellum leicht bräunlich. Postnotum braun. Antepronotumloben medianwärts verschmälert; lateral mit meist 1 unauffälligen Borste. Acrostichalborsten fehlen. 7 bis 8 Dorsozentralborsten jederseits in einer Längsreihe und in leicht hell angedeuteten Malen stehend. Jederseits 3 kräftige, lange, posteriore Notopleuralborsten. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Scutellum median mit 2 nebeneinander stehenden Borsten. Flügel (Abb. 146). Beine weißlich. 4. Tarsenglied sehr kurz und ausgerandet. $Tibia_1$ mit 1 langen, distal etwas gebogenen Sporn. $Tibia_2$ mit 1 langen, kräftigen Sporn sowie 1 dicht daneben inserierenden, weitgehend geraden, kräftigen Borste von etwa der gleichen Länge wie der Sporn. $Tibia_3$ mit 1 langen, leicht geschwungenen Sporn sowie daneben mit 1 innenwärts gebogenen Borste von gleicher Stärke und Länge. Tibialkamm gut entwickelt. Nebenzähne der Tibialsporne nur an der Basis vorhanden; nicht sehr stark, aber deutlich feststellbar. Pulvillen fehlen.

Abdomen: Tergite I bis III weißlich bis grau. Tergite IV bis V sowie Tergit IX einheitlich bräunlich-braun. Tergite VI bis VIII nur in der oralen Hälfte bräunlichbraun. Tergitbeborstung sowie Färbung (Abb. 147). Hypopygium (Abb. 145). Endglied distal neben dem Griffel mit einer spitzen, zahnförmigen Verlängerung, die parallel zum Griffel verläuft. Loben der Gonocoxite und Dritte Spangen deutlich entwickelt.

Imago ♀: Es lagen einige weibliche Imagines vor, die jedoch nicht ganz gesichert *T. safi* zugeordnet werden konnten. Auf eine Beschreibung soll deshalb hier verzichtet werden.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Über die Lebensweise und Lebensansprüche dieser Species kann nichts Genaueres ausgesagt werden. Eine Aufzucht gelang nicht. Die Art trat in den Emergenzfängen von Mai bis Oktober bisweilen regelmäßig, bisweilen nur vereinzelt auf. Ein Tier wurde dann noch einmal im Dezember sowie drei weitere Exemplare im März des darauffolgenden Jahres in den Emergenzfängen vorgefunden.

Beziehungen zu verwandten Formen:

Auf Grund des Hypopygiums steht *T. safi* der palaearktischen Art *T. partita* Schlee eventuell recht nahe. Sowohl die Ausprägung der Basalloben der Gonocoxite als auch die der Dritten Spangen zeigen bei der afrikanischen Art große Ähnlichkei-

ten mit den entsprechenden Strukturen dieser palaearktischen Species (vgl. SCHLEE 1968: 123 [Abb. 38—39]). In einigen wichtigen Merkmalen bestehen jedoch keine Gemeinsamkeiten: Zahl der Antennenglieder (*partita* mit 11 Gliedern, *safi* mit 13 Gliedern), Augen (*partita* ohne, *safi* mit Augenmicrotrichien) sowie Endglieder (*partita* ohne, *safi* mit distalem Zahn neben dem Griffel). Ohne Vorliegen der Metamorphosestadien können somit noch keine endgültigen Aussagen gemacht werden. Eine weitere afrikanische Art, die *T. safi* bis auf das Fehlen des distalen Zahnes neben dem Griffel außerordentlich ähnelt, fand ich in Fließgewässern der Elfenbeinküste.

Untersuchtes Material: 135 ♂, Emergenzfänge.

## 5.3 Unterfamilie Chironominae

*Cryptochironomus incertus* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 29. 1. 1973, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie Paratypen (2 Imagines ♂, gleicher Fundort) in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Gelbliche Färbung. AR = 2,5—2,7. Analtergit mit dunklen Tergitbändern, die median verschmolzen, analwärts verbreitert und verlängert sind. Endglieder kurz, gedrungen und distal wenig verjüngt.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Gelblich. Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Jederseits etwa 25, weitgehend in 2 Querreihen angeordnete Postorbitalborsten, die bis zum Innenrand (Ende) der stegartigen, dorsalen Augenverlängerung reichen. 1 Paar Stirnzapfen (Frontaltuberkel) vorhanden. Palpen normal. Antenne 12gliedrig; Endglied distal verjüngt; AR = 2,5—2,7.

Thorax: Grundfärbung gelblich bis leicht grünlich-bräunlich. Dorsomedianstreifen bräunlich, unmittelbar hinter dem Antepronotum beginnend und etwa bis zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax reichend. Dorsolateralstreifen bräunlich und über dem Bereich der Humeralgruben beginnend. Sternopleurit und Postnotum bräunlich. Acrostichalborsten unmittelbar hinter den Loben des Antepronotums beginnend, bis zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax reichend, und die Borsten weitgehend paarweise in einer Längsreihe angeordnet. Jederseits meist 12, in hellen Malen stehende Dorsozentralborsten in einer in Höhe des Humeralgrubenbereiches beginnenden Längsreihe angeordnet. Jederseits 6 posteriore Notopleuralborsten in einer Reihe verlaufend. Scutellum mit einer medianen Querreihe von kräftigen Borsten; in den lateralen Bereichen bisweilen einige weitere Borsten vor (über) dieser Querreihe vorhanden. Flügel nackt, punktiert; Flügellänge 2,2—2,5 mm. Squama mit einer Franse von 7 Borsten. Anallappen stark ausgeprägt. Costa nicht über $r_{4+5}$ hinaus verlängert; endet in Höhe von m. $Cu_1$ endet deutlich proximal von $r_{4+5}$. $r_{2+3}$ verläuft dichter an $r_1$ als an $r_{4+5}$; distal verläuft $r_{2+3}$ eine gewisse Strecke parallel zur Costa und mündet schließlich ungefähr in der Mitte des Abstandes von $r_1$ und $r_{4+5}$. fcu wenig, aber doch eindeutig distal von r-m gelegen. $Cu_2$ gerade verlaufend; an weit distal von fcu endend. Nur die Costa, $r_1$ sowie $r_{4+5}$ mit Borsten besetzt; alle weiteren Adern ohne Beborstung. Femur des Vorderbeines gelblich, Tibia und Tarsen bräunlich. Die anderen Beine mit gelblicher Femur, Tibia und

Tarsen 1—2 und mit bräunlichen Tarsen 3—5. Pulvillen vorhanden. Empodien klein, Krallen spitz. $Tibia_1$ distal-apikal mit einem Schüppchen ohne Sporn. $Tibien_2$ und $_3$ jeweils mit 2 breiten, getrennten Kämmen. Bei $Tibia_2$ jeder Kamm mit 1 gleich langen Sporn. Bei $Tibia_3$ ein Kamm mit 1 kurzen, der andere Kamm mit 1 langen Sporn.

Abdomen: Gelblich; Tergite VI—IX bisweilen leicht bräunlich. Hypopygium mit deutlich ausgeprägten Tergitbändern. Analspitze in Aufsicht im mittleren Bereich leicht konisch, distal sich leicht verjüngend, jedoch stumpf endend. Endglieder distal wenig verjüngt (Abb. 148).

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Eine Aufzucht dieser Species gelang nicht. Auch in den Emergenzfängen trat sie nur ganz selten auf (Dezember 1972, Januar 1973).

Beziehungen zu verwandten Formen: *C. incertus* ähnelt sehr den palaearktischen Arten *C. albofasciatus* Staeger, *C. rostratus* Kieffer sowie auch *C.* sp. E. Reiss (Reiss 1968: 195—198). Unter den afrikanischen Species zeigt sie insbesondere in bezug auf das Hypopygium große Ähnlichkeit mit *C. diceras* Kieffer (dunkelbraune Art), *C. lindneri* Freeman (AR über 4,0) sowie *C. neonilicola* Freeman, die *C. lindneri* sehr ähnlich sein soll (Freeman 1957 b: 387—390).

Untersuchtes Material: 3 ♂, Emergenzfänge.

*Demicryptochironomus zairensis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 13. 4. 72, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Analspitze im distalen Bereich zunächst in Aufsicht leicht verbreitert, dann apikal spitz auslaufend. Anhang 1 gespalten, so daß quasi zwei Anhänge vorhanden sind.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Gelblich-bräunlich. Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Jederseits eine Querreihe von 16—18 langen Postorbitalborsten; unmittelbar hinter dieser Querreihe weitere (9—11) kürzere Postorbitalborsten. Alle Borsten reichen nicht bis zur Medianlinie des Kopfes, sondern enden in Höhe der Innenkante (des Endes) der stegartigen Augenverlängerung. Zwischen den stegartigen, dorsalen Verlängerungen der Augen 1 Paar deutlich ausgebildete, fein behaarte Stirnzapfen (Frontaltuberkel). Palpen normal. Antenne 12gliedrig; Endglied distal verjüngt; AR = 1,5.

Thorax: Grundfärbung gelblich-bräunlich. Proximale Hälfte des dorsomedianen Bereiches des Mesothorax braun. Dorsolateralstreifen braun. Sternopleuritbereiche braun. Postnotum braun. Meist 13 Acrostichalborsten weitgehend in einer Längsreihe angeordnet und bis etwa zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax reichend. Jederseits eine Längsreihe von meist 10 Dorsozentralborsten in Höhe des Humeralgrubenbereiches vorhanden. Scutellum median mit einer Querreihe von etwa 12 langen, kräftigen Borsten; darüber eine weitere Querreihe von etwa 13 kürzeren, schwächeren Borsten. Flügel nackt. Squama mit einer Franse von meist 10 Borsten. Anallappen deutlich entwickelt. Costa endet wenig, aber doch eindeutig distal von $cu_1$; nicht über $r_4{+}_5$ hinaus verlängert. fcu weit distal von r-m gelegen. $r_2{+}_3$ sehr

deutlich ausgebildet und mündet in die Costa im ersten Drittel des Abstandes zwischen $r_1$ und $r_{4+5}$. an endet weit distal von fcu. Flügellänge 2 mm. Vorderbein mit gelblicher Femur, brauner Tibia und braunen Tarsen. $Tibia_1$ apikal mit 1 oder 2 langen Borsten und einem abgerundeten Schüppchen. Die übrigen Beine mit gelblicher Femur und Tibia; 1. Tarsenglied jeweils gelblich mit bräunlich-braunem Distalbereich. Übrige Tarsenglieder bräunlich-braun. $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 getrennten, breiten Kämmen; jeder Kamm mit 1 kräftigen, aber nicht sehr langen Sporn. Empodien deutlich. Pulvillen vorhanden.

Abdomen: Gelblich-bräunlich. Tergite mit zahlreichen Borsten ohne charakteristische Anordnung. Hypopygium mit langer, kräftiger, in Aufsicht distal zunächst verbreiteter, dann apikal verschmälerter Analspitze. Anhang 1 gespalten, so daß quasi 2 Anhänge vorhanden sind. Endglieder vom normalen *Demicryptochironomus*-Typus (Abb. 149).

Imago ♀: Es lagen 25 Imagines ♀ aus den Emergenzfängen vor, die jedoch nicht mit absoluter Sicherheit *D. zairensis* zugeordnet werden konnten. Auf eine Beschreibung soll deshalb hier verzichtet werden.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Eine Aufzucht dieser Species gelang nicht. In den Emergenzfängen trat die Art vereinzelt das ganze Jahr über auf. Über die Lebensansprüche der Larve kann somit nichts Genaueres ausgesagt werden.

Beziehungen zu verwandten Formen: Diese afrikanische Art kann ohne Schwierigkeiten der Gattung *Demicryptochironomus* zugeordnet werden. Sie unterscheidet sich von der palaearktischen Species *D. vulneratus* Zetterstedt durch die Form der Analspitze sowie insbesondere durch den gespaltenen Anhang 1. Diese Zweiteilung (— oder Verwachsung?) des Anhanges 1 kann jedoch auch bei *P. vulneratus* als angedeutet vermutet werden (Lehmann 1971: 540).

Untersuchtes Material: 30 ♂, Emergenzfänge.

*Microtendipes kahuziensis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, Ende April 1972, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire), Paratypus (1 Imago ♂, 24. 5. 72, gleicher Fundort) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Bräunliche bis leicht gelbliche Art. AR-Wert sehr niedrig (1,2—1,3). Femur aller Beine distal mit einem dunklen Ring. Flügel mit rauchiggrauem Zentralband im Bereich von r-m/fcu. Ein weiterer, rauchig-grauer, länglicher Fleck unterhalb von cu.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Leicht bräunlich. Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Stirnzapfen fehlen. Jederseits hinter den Augen eine Querreihe von meist 14 kräftigen Postorbitalborsten, die bis zum Innenrand (Ende) der stegartigen, dorsalen Augenverlängerung reichen. Palpus lang. Antenne 14gliedrig; Endglied distal leicht verjüngt; AR = 1,2—1,3.

Thorax: Grundfärbung bräunlich-gelblich. Weitgehend ohne Streifung; lediglich oberhalb der Humeralgruben, dort, wo die Dorsozentralborsten beginnen, ein bräunlicher Bereich. Der unterste Bereich des Sternopleurits ebenfalls dunkler ge-

färbt. Außenrandbereiche des Postnotums braun. Femur aller Beine distal mit einem braunen Ring. Mesothorax vorne stark buckelförmig, zum Antepronotum hin steil abfallend. Loben des Antepronotums kurz und mit jeweils meist 5 Lateralborsten. Meist nur 8 Acrostichalborsten vorhanden, die unmittelbar hinter der zum Antepronotum hin abfallenden Kante des Mesothorax beginnen. Die Acrostichalborsten reichen nur bis zur Höhe der Humeralgrubenbereiche. Jederseits 17—20 Dorsozentralborsten weitgehend in einer Längsreihe angeordnet und in helleren Malen stehend. Am Anfang der Dorsozentralborstenlängsreihe stehen mehrere Borsten nebeneinander. Jederseits 4—6 posteriore Notopleuralborsten. Scutellum mit einer medianen Querreihe von meist 10 kräftigen, langen Borsten; darüber eine weitere Querreihe von 8—9 schwächeren, kürzeren Borsten. Halteren jeweils mit 5 kurzen, feinen Börstchen. Humeralgruben von der Größe einer Dorsozentralborstenbasis. Flügel mit rauchig-grauen Flecken (Abb. 151). Flügellänge 2,8 mm (♂) bis 3,0 mm (♀). Beine gelblich-bräunlich. Alle Femura distal mit einem braunen Ring. Pulvillen vorhanden. $Tibia_1$ mit einem distal spitz ausgezogenen Schüppchen. $Tibia_2$ und $_3$ mit jeweils 2 breiten, getrennten Kämmen; jeweils nur ein Kamm mit 1 langen Sporn. LR = 1,1—1,2.

Abdomen: Grundfärbung bräunlich-gelblich. Die analen Ränder insbesondere der Tergite II—IV braun. Tergite mit zahlreichen Borsten ohne charakteristische Anordnung. Hypopygium (Abb. 150).

Imago ♀: Färbung, Beborstung etc. weitgehend wie bei der Imago ♂. Antenne 7gliedrig. Die Grenze zwischen dem 2. und 3. Glied ist jedoch nur unvollkommen ausgebildet; Endglied mit 1 langen Apikalborste.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Über die Lebensansprüche der Larve können keine näheren Angaben gemacht werden, da eine Aufzucht dieser Species nicht gelang. In den Emergenzfängen trat die Art nicht häufig, jedoch regelmäßig das ganze Jahr über auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Freeman (1958: 310—318) führt mehrere Arten aus Afrika an, die sich alle in Hinblick auf den Bau des Hypopygiums außerordentlich ähneln. Er unterscheidet die Arten hauptsächlich anhand der Flügelzeichnung und Körperfärbung. *M. kahuziensis* zeigt hierbei besonders viele Gemeinsamkeiten mit *M. umbrosus* Freeman, die ebenfalls aus Zaire bekannt ist. Auch *M. luteipes* Kieffer aus Kamerun scheint *M. kahuziensis* sehr zu ähneln. Doch ist die Beschreibung dieser Art sehr unvollständig. Die Typenserie ist verlorengegangen. *M. umbrosus* unterscheidet sich von *M. kahuziensis* durch ihren viel höheren AR-Wert (2,0—2,3). Auch die Flügelfleckung entspricht nicht ganz der von mir beschriebenen Species. Ich halte es deshalb zumindest vorerst für berechtigt, die Tiere vom Kalengo als neue Art aufzufassen. Unter den palaearktischen Arten zeigen die Species *M. chloris* Meigen, *M. confinis* Meigen, *M. pedellus* De Geer sowie *M. brevitarsis* Brundin einen sehr ähnlichen Hypopygium-Typus (Goetghebuer 1937—54, Tafel XII, sowie Brundin 1947, Tafel 17).

Untersuchtes Material: 55 ♂, 63 ♀, Emergenzfänge.

*Microtendipes numerosus* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut, 11. 11. 1972, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire), Paratypen sowie weiteres Material vom gleichen Fundort in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Die Basis des Anhangs 1 bildet einen kugelförmigen, anhangähnlichen, dicht behaarten und mit mehreren längeren Borsten versehenen Aufsatz.

Beschreibung:

Larve: Teile des Kopfes (Abb. 157 bis Abb. 161).

Puppe: (Abb. 155 und Abb. 156). Abdominalsternite weitgehend ohne Bewaffnung und Chagrin. Lediglich Sternit VIII in den oral-lateralen Bereichen mit jeweils einem kreisförmigen Fleck von feinem Spitzchen-Chagrin. Atemorgan vom normalen *Microtendipes*-Typus. Analflossen mit jeweils 50—60 lateralen, langen Schlauchborsten.

Imago ♂: Kopf: Gelblich-bräunlich. Augen nackt; dorsalwärts deutlich verlängert. Jederseits meist 13 Postorbitalborsten in einer Querreihe angeordnet und nicht über die Augen hinausreichend. Palpen lang, vom normalen Typus. Antenne 14gliedrig; Endglied distal nur leicht verjüngt und stumpf endend; AR = 1,7 bis 1,9.

Thorax: Grundfärbung gelblich-grünlich. Laterale Mesonotalstreifen braun und etwa in Höhe der Humeralgrubenbereiche beginnend. Der untere Bereich des Sternopleurits sowie das Postnotum braun. Mesothorax vorne stark buckelförmig und zum Antepronotum hin steil abfallend. Meist nur 3—4 Acrostichalborsten vorhanden, die unmittelbar hinter der zum Antepronotum hin abfallenden Kante des Mesothorax beginnen und noch vor der Höhe der Humeralgrubenbereiche enden. Jederseits etwa 30 Dorsozentralborsten in einer weitgehend mehrzeiligen Längsreihe und in helleren Malen angeordnet. Jederseits meist 5 posteriore Notopleuralborsten vorhanden. Humeralgruben etwa von der Größe der Basis einer Dorsozentralborste. Scutellum mit einer breiten Querreihe von etwa 26 Borsten. Flügel mit rauchiggrauen Flecken (Abb. 153). Beine gelblich. Alle Femura distal dunkel. Alle Tibiae proximal und distal dunkel. Alle $Tarsen_1$ distal dunkel und median mit einem dunklen Ring. Alle $Tarsen_{2\text{-}4}$ distal dunkel. Femur der Vorderbeine zusätzlich median mit einem dunklen Ring sowie unmittelbar unterhalb dieses Ringes eine Längsreihe von meist 8—9 recht kurzen, leicht skalpell- bis lanzettförmigen Borsten. LR = 1,2. $Tibia_1$ ohne Sporn und ohne echtes Schüppchen. $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 deutlich voneinander getrennten, breiten Kämmen; jeweils 1 Kamm mit 1 langen Sporn. Krallen spitz endend. Pulvillen fehlen. Empodien klein.

Abdomen: Grünlich-gelblich. Tergite mit zahlreichen Borsten ohne charakteristische Anordnung. Hypopygium (Abb. 152) sowie Differentialdiagnose.

Imago ♀: Färbung, Beborstung etc. weitgehend wie bei der Imago ♂. Antenne nur 6gliedrig, da die Glieder 2 und 3 miteinander verschmolzen sind. Endglied mit 1 langen Apikalborste. Genitalsegmente (Abb. 154).

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: *M. numerosus* war die weitaus häufigste Chironomidenart in den Emergenzfängen. Sie zeigte jeweils ein Schlüpfmaximum im April sowie in den Monaten Juli bis November. Die Larven leben auf Steinen in den rasch strömenden Bereichen.

Beziehungen zu verwandten Formen:

Diese Art ist ohne Schwierigkeiten in die Gattung *Microtendipes* einzuordnen. Sie unterscheidet sich von den mir bekannten *Microtendipes*arten auch aus der Palaearktis durch die in besonderer Weise ausgebildete Basis des Anhanges 1. Allerdings liegt eine angedeutete Absetzung dieser Basis vom distalen Teil des Anhangs 1 auch bei der palaearktischen Species *M. chloris* Meigen vor. Weiterhin fehlen bei *M. numerosus* die Borsten auf dem medianen Bereich des Anhanges 1, die bei den anderen Arten dieser Gattung stets (?) mehr oder weniger zahlreich vorhanden sind.

Untersuchtes Material: 9261 ♂, 7930 ♀, Emergenzfänge; 16 Tiere aus Aufzuchten.

*Polypedilum (Tripodura) aethiopis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 11. 5. 72, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Anhang 1 breit, dicht behaart, distal mit 3 starken Borsten. Analspitze von sehr charakteristischer Form: an der Basis jederseits eine laterale, zahnförmige Verlängerung; apikal in Aufsicht stark verbreitert.

Beschreibung:

Larve und Puppe unbekannt.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Jederseits meist 11 Postorbitalborsten in einer Querreihe bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; Endglied distal spitz zulaufend; AR = 0,7—0,8.

Thorax: Antepronotalloben bräunlich. Dorsaler Bereich des Mesothorax braun. Sternopleurit braun. Medialer Teil des Thorax bräunlich. Scutellum bräunlich. Postnotum braun. Beine bräunlich-braun. Meist 7 Acrostichalborsten etwa bis zur Mitte der Medianlinie des Mesothorax reichend. Jederseits etwa 9 Dorsozentralborsten in hellen Malen stehend und in einer Längsreihe angeordnet. Jederseits 4 posteriore Notopleuralborsten. Humeralgruben sehr klein (etwa von der Größe der Basis einer Notopleuralborste). Scutellum mit einer medianen Querreihe von 6—8 Borsten. Flügel weißlich ohne Flecken; recht grob punktiert. Squama mit einer Franse von meist 3 Borsten. Costa nicht über $r_{4+5}$ hinaus verlängert und endet deutlich distal von $cu_1$. $r_{2+3}$ gut erkennbar und mündet in die Costa im vorderen Drittel des Abstandes von $r_1$ — $r_{4+5}$. fcu weit distal von r-m gelegen. an endet etwa in Höhe von fcu. Anallappen nur sehr schwach ausgebildet. Flügellänge 1,5—1,7 mm. Beine mit Kämmen und Spornen vom normalen *Polypedilum*-Typus: $Tibia_1$ mit 1 kurzen Sporn; $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 getrennten Kämmen; jeweils nur ein Kamm mit 1 langen, kräftigen Sporn. Pulvillen fehlen; Empodien deutlich.

Abdomen: Braun. Hypopygium (Abb. 162 und Abb. 163 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: unbekannt

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Eine Aufzucht gelang nicht. In den Emergenzfängen trat die Art nur ganz vereinzelt im April und Mai 1972 auf.

Beziehungen zu verwandten Arten: *P. aethiopis* ist in die *Polypedilum*-„Gruppe“

der afrikanischen Arten *P. pruina* Freeman, *P. aegypticum* Kieffer, *P. tridens* Freeman und *P. griseoguttatum* Kieffer zu stellen. Auch aus der Nearktis ist eine sehr ähnliche Species, *Polypedilum (Tripodura) digitifer* Townes bekannt (Maschwitz 1975: 307, Fig. 65).

Liste des untersuchten Materials: 6 ♂, Emergenzfänge.

*Polypedilum (Polypedilum) brunneicornis* Kieffer 1911
Kieffer 1911: 352

Synonymie: *Chironomus brunneicornis* Kieffer 1911; *Chironomus pandani* Kieffer 1911, syn. n. (nach Freeman 1958: 295—296).

Typus: Nach Freeman (1958: 295—296): „*C. brunneicornis* was described from four female cotypes from Seychelles: Mahé, two of which are in the British Museum; I have labelled one of these lecto-type. Kieffer described *pandani* from eight males from the same locality, four are in the British Museum and I have again labelled one as lectotype."

Differentialdiagnose: Es ist schwierig, eine exakte Differentialdiagnose zu geben, da die gesamte Gattung *Polypedilum* dringend überarbeitet werden müßte. Freeman (1958: 295) selbst schreibt: „It is not easy to distinguish this species from other similar ones, . . . ". Folgende Merkmale seien hier aufgeführt: Körperfärbung einheitlich gelblich bis leicht bräunlich. $Tibia_1$ ohne Sporn, lediglich apikal mit einem abgerundeten Schüppchen. Anhang 1 lateral an der Basis meist mit 4 starken, innenwärts gerichteten Borsten. Die Basis leicht bauchig verbreitert. Endglieder nicht schlank. Vertikalborsten, die bis zur Medianlinie des Kopfes reichen, fehlen.

Beschreibung:

Larve: Kopf (Abb. 167, Abb. 168, Abb. 169 und Abb. 170).

Puppe: Die Puppenhaut von *P. (P.) brunneicornis* ähnelt außerordentlich stark der von *P. (P.) kibatiense* (Abb. 173—174).

Folgende Unterscheidungsmerkmale konnten festgestellt werden:

a) Das orale Spitzenchagrin auf dem Abdominaltergit II ist etwas schwächer als bei *P. (P.) kibatiense* ausgeprägt.

b) Die oralwärts gerichtete, intersegmentale Dörnchenquerreihe zwischen den Tergiten IV und V ist median nicht unterbrochen.

c) Der laterale Analsporn des Segmentes VIII mit meist nur 1 kleinen Nebenzahn.

Imago ♂: Kopf: Gelblich. Augen nackt; dorsalwärts stegartig verlängert. Jederseits eine Querreihe von etwa 11 Borsten, die nicht über den Augenbereich hinaus bis zur Medianlinie des Kopfes reicht. Antenne 14gliedrig; Endglied distal spitz zulaufend. AR = 1,5—1,6. Palpen normal.

Thorax: Färbung einheitlich gelblich bis ganz leicht bräunlich. Eine Streifung fehlt. Etwa 14 Acrostichalborsten in einer Längsreihe angeordnet und bis ungefähr zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax reichend. Jederseits meist 23 Dorsozentralborsten weitgehend in einer Längsreihe sowie jederseits 6 (selten 9) posteriore Notopleuralborsten in einer Reihe verlaufend. Scutellum mit einer medianen Querreihe von etwa 11 Borsten; darüber eine weitere Querreihe von etwa 7 Borsten. Flügel ohne Flecken (Abb. 165). Beine gelblich. Empodien deutlich; Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ apikal mit einem abgerundeten Schüppchen. $Tibia_2$ und $_3$ jeweils

mit 2 getrennten Kämmen; jeweils ein Kamm mit 1 langen, kräftigen Sporn (— vom normalen *Polypedilum*-Typus).

Abdomen: Gelblich. Hypopygium (Abb. 164 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: Färbung, Beborstung etc. weitgehend wie beim Imago ♂. Antenne 6gliedrig. Genitalsegmente (Abb. 166).

Geographische Verbreitung: Seychellen, Tschad, Kamerun, Mali, Obervolta, Senegal (Dejoux 1973, 1976), Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven leben hauptsächlich in den stilleren Zonen des Fließgewässers. Als Substrat bevorzugen sie allochthones Pflanzenmaterial. Bisweilen wurden sie auch auf Steinen sowie direkt auf Sandbänken, angereichert mit organischem Material, angetroffen. In den Emergenzfängen trat diese Species das ganze Jahr hindurch meist zahlreich auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Vermutlich steht diese Species *P. (P.) kibatiense* näher als allen anderen hier in dieser Arbeit beschriebenen *Polypedilum*-Arten. Anhang 1 zeigt in der proximalen Hälfte bereits eine angedeutete Verbreiterung. $Tibia_1$ weist wie bei *P. (P.) kibatiense* keinen kurzen Sporn, sondern ein abgerundetes Schüppchen auf. Doch gesicherte Aussagen über Verwandtschaftsbeziehungen können erst nach einer gründlichen Überarbeitung der Gattung *Polypedilum* erfolgen.

Untersuchtes Material: 443 ♂, 412 ♀, Emergenzfänge; 30 Imagines aus Aufzuchten.

*Polypedilum (Polypedilum) kibatiense* Goetghebuer 1936

Goetghebuer 1936a: 487

Synonymie: *Polypedilum stilatum* Freeman 1955: 29

Typus: Holotypus (1 Imago ♂; N. Kivu, Zaire) im Musée Royal du Congo Belge, Tervuren, Belgien.

Differentialdiagnose: Flügel: $r_{2+3}$ verläuft sehr dicht parallel zu $r_1$. Beine: $Tibia_1$ apikal lediglich mit einem distal abgerundeten „Schüppchen". Hypopygium: Anhang 1 vom *P. convictum/cultellatum*-Typus. Anhang 2 im distalen Drittel verschmälert und leicht innenwärts gerichtet.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung weißlich; Thoraxbereich sowie Pleurite zum Teil leicht bräunlich. Atemorgan vom normalen *Polypedilum*-Typus. Frontalborsten (Abb. 173); Abdomen (Abb. 174).

Imago ♂: Kopf: Gelblich bis leicht bräunlich. Augen nackt; dorsalwärts deutlich verlängert. Jederseits meist 12 Postorbitalborsten bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; Endglied distal leicht spitz zulaufend; AR = 1,5—1,6.

Thorax: Einheitlich gelblich-grün ohne Streifung. Meist 11 Acrostichalborsten in einer Längsreihe angeordnet und etwa bis zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax reichend. Jederseits 16—17 Dorsozentralborsten in einer Längsreihe sowie 6 posteriore Notopleuralborsten in einer Reihe angeordnet. Scutellum mit einer medianen Querreihe von meist 12 Borsten; darüber verläuft eine weitere Querreihe

von meist 4 Borsten. Flügel ohne Flecken; leicht punktiert. Anallappen normal entwickelt. Squama mit einer Franse von 9 Borsten. Costa nicht über $r_{4+5}$ hinaus verlängert und weit distal von $cu_1$ endend. $r_{2+3}$ verläuft dicht parallel zu $r_1$. fcu weit distal von r-m gelegen. Beine gelblich (nach FREEMAN gelb oder bräunlich). Empodien sehr deutlich. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ ohne Sporn, apikal lediglich mit einem abgerundeten „Schüppchen". $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 deutlich getrennten Kämmen; jeweils ein Kamm mit 1 langen, kräftigen Sporn.

Abdomen: Gelblich-grün (nach FREEMAN bisweilen an den Segmentspitzen braun). Hypopygium (Abb. 171).

Imago ♀: Färbung wie bei der Imago ♂. Genitalsegmente (Abb. 172).

Geographische Verbreitung: Nach FREEMAN (1958: 294): „Sudan: 1♂, 1♀, Yirol, 12. 1954 (E. T. M. Reid). Uganda: 1♂, L. Victoria (W. W. Macdonald). Belgian Congo: 8♂, 20♀, Maka Lualaba, 1. 1939 (H. J. Brédo); 1♂, Elisabethville, 3. 1939 (H. J. Brédo). S. Rhodesia: 2♂, Mt. Chironda (C. F. M. Swynnerton); 1♂, Salisbury, 4. 1956 (E. T. M. Reid). Natal: 1♂, Mooi River, Kamberg Game Reserve, 9. 1953 (A. D. Harrison)." Nach DEJOUX (1976: 30): Republik Kongo, Senegal, Sudan und Natal. Zusätzlicher Fundort: Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Diese Species wurde nur in den flachen Randbereichen des Baches auf sandigem Substrat, vermischt mit reichlichem, allochthonem Pflanzenmaterial, angetroffen. In den Emergenzfängen trat die Art nicht auf.

Beziehungen zu verwandten Arten: Bereits FREEMAN (1958: 294) schreibt: „The palaearctic species *convictus* Walker is extremely similar and *kibatiense* may eventually prove only to be a form of this." Ohne Vergleich aller Metamorphosestadien kann dies jedoch nicht entschieden werden. Der Anhang 1 von *P. convictum* ist distal am Außenrand behaart. Diese Behaarung fehlt bei der afrikanischen Art. Auch ist das distale Ende seiner innenwärts gerichteten, stabförmigen Verlängerung bei der palaearktischen Species spitzer (siehe hierzu LEHMANN 1971: 545). Somit sollte diese afrikanische Art zumindest vorerst nicht synonym zu *P. convictum* gesetzt werden. Nahe verwandt mit diesen beiden erwähnten Arten ist *P. cultellatum* Goetghebuer (siehe BRUNDIN 1947 und LEHMANN 1971). FREEMAN (1958: 295) erwähnt eine weitere afrikanische Art, *P. annulatum* Freeman 1954, die sich von *P. kibatiense* hauptsächlich durch eine dunklere Körperfärbung unterscheiden soll.

Untersuchtes Material: 6♂, 2♀, Aufzuchten.

*Polypedilum (Tripodura) majiis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ einschließlich Larve und Puppenhaut, 19. 9. 1972, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire), Paratypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut, 17. 9. 72, Kalengo) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Flügel gefleckt (Abb. 176). Anhang 1 des Hypopygiums breit-lappig, dicht behaart und beborstet. Analspitze breit und hyalin. Endglieder schlank.

Beschreibung:

Larve: Kopf (Abb. 181, Abb. 182, Abb. 183 und Abb. 184).

Puppe: Grundfärbung weißlich. Atemorgan vom normalen *Polypedilum*-Typus. Frontalborsten (Abb. 179). Abdomen (Abb. 180). Abdominalsternite ohne Chagrin und Bedornung.

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen nackt, dorsalwärts deutlich verlängert. Jederseits etwa 8 Postorbitalborsten in einer Querreihe. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; Endglied distal spitz zulaufend; AR = 0,9—1,0.

Thorax: Färbung einheitlich braun. Loben des Antepronotums schmal. Acrostichalborsten weitgehend zweireihig angeordnet und etwa bis zur Mitte der Medianlinie des Mesothorax reichend. Jederseits eine Längsreihe von etwa 15 Dorsozentralborsten. Jederseits 6 posteriore Notopleuralborsten in einer Reihe angeordnet. Scutellum mit 2 weitgehend parallel verlaufenden Querreihen von ungefähr insgesamt 20 Borsten. Flügel gefleckt (Abb. 177). Beine braun. Empodien klein. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ mit 1 kleinen, kurzen, hyalinen Sporn. $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 getrennten Kämmen; jeweils nur 1 Kamm mit 1 langen, kräftigen Sporn. LR = 1,5—2,0.

Abdomen: Braun. Hypopygium (Abb. 175 und Abb. 176 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: Färbung, Körperbeborstung, Flügel etc. weitgehend wie bei der Imago ♂. Genitalsegmente (Abb. 178).

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven leben im Uferbereich auf sandig bis leicht schlammigem Substrat, vermengt mit reichlichem Pflanzenmaterial (allochthones Material wie Stengel- und Blattreste vom Uferbewuchs). In den Emergenzfängen trat diese Species besonders häufig von April bis Juni 1972 auf. Sie war jedoch weiterhin über das ganze Jahr hindurch recht zahlreich in den Emergenzfängen vertreten.

Beziehungen zu verwandten Formen: Ohne Zweifel ist *P. majiis* sehr nahe verwandt mit der afrikanischen Art *P. griseoguttatum* Kieffer (Freeman 1958: 283 bis 285). *P. griseoguttatum* weist jedoch an der Basis der Analspitze jederseits lateral eine kleine zahnförmige Verlängerung auf. Auch ist hier die Analspitze apikal eindeutig spitzer als bei *P. majiis*. Die beiden afrikanischen Species zeigen gewisse Gemeinsamkeiten (Anhänge 1; Endglieder; z. T. Form der Analspitze) mit den palaearktischen Arten *P. pullum* Zett., *bicrenatum* (Kieffer) Brundin, *scalaenum* Schrank und *tetracrenatum* Hirvenoja der Untergattung *Tripodura* Townes (vgl. Hirvenoja 1962).

Untersuchtes Material: 801 ♂, 270 ♀, Emergenzfänge; 30 ♂, zahlreiche ♀, Aufzuchten.

*Polypedilum (Polypedilum) melanophilus* Kieffer 1911

Kieffer 1911: 355

Synonymie: *Chironomus melanophilus* Kieffer 1911; *Chironomus limnocharis* Kieffer 1911, syn. nach Freeman 1958: 296; *Chironomus nocticolor* Kieffer 1911, syn. nach Freeman 1958: 296; *Polypedilum brunneum* Freeman 1954, syn. nach Freeman 1958: 296.

Typus: Nach Freeman (1958: 296): „*C. melanophilus* was described from a single female from Seychelles: Mahé, in the British Museum. There are four cotypes males of *limnocharis*, two being in the British Museum, one of which I have marked as lectotype, type locality Seychelles: Mahé. *C. nocticolor* was described from two female lectotypes from the same locality, both are in the Cambridge Uni-

versity Museum and I have marked one as lectotype. There is no real difference, other than sex, between any of these three species and they seem to be indistinguishable from material which I described as *brunneum* (type locality Cape Province: Hermanus Waterfall) — type series in the British Museum. I have seen no other material which I can definitely associate with this species."

Differentialdiagnose: Eine brauchbare Differentialdiagnose kann nicht gegeben werden, da nach FREEMAN's Arbeit von 1958 mehrere, einander außerordentlich ähnliche *Polypedilum*-Species von diesem Typus in Afrika vorkommen. Auch aus der Holarktis sind zahlreiche, sehr ähnliche Arten bekannt. So steht *P. (P.) melanophilus* palaearktischen Arten wie *P. pedestre* Meigen, *P. laetum* Meigen oder auch *P. nubeculosus* Meigen sehr nahe (vgl. LEHMANN 1971: 545—546).

Beschreibung:

Larve: Kopf (Abb. 191, Abb. 192, Abb. 193, Abb. 194 und Abb. 195).

Puppe: Färbung weißlich; Pleurite, Analränder der Abdominaltergite sowie Sternite teilweise leicht bräunlich. Atemorgan vom normalen *Polypedilum*-Typus. Frontalborsten (Abb. 189). Abdomen (Abb. 190).

Imago ♂: Kopf: Braun. Augen nackt, dorsalwärts deutlich verlängert. Jederseits etwa 16 Postorbitalborsten, die medianwärts bis zum Augenrand reichen. Zusätzlich jederseits 8—9 Vertikalborsten in unregelmäßiger Anordnung neben der Medianlinie des Kopfes verlaufend. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; Endglied distal spitz zulaufend; AR = 0,5—0,6. Relative Länge der Palpenglieder 1—5: 1,0 — 0,8 — 1,7 — 2,1 — 4,0.

Thorax: Färbung einheitlich dunkelbraun bis braun. Beine gelblich bis leicht bräunlich. Acrostichalborsten etwa bis zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax reichend. Jederseits insgesamt etwa 35 Dorsozentralborsten vorhanden und insbesondere im vorderen Bereich des Mesothorax weitgehend in zwei Längsreihen angeordnet; weitere Borsten reichen außerdem bis in die Nähe der Humeralgrubenbereiche hinab. Jederseits 7—8 posteriore Notopleuralborsten in meist einer Reihe vorhanden. Scutellum insgesamt mit ungefähr 25 Borsten; diese weitgehend in zwei Querreihen angeordnet. Flügel ohne Flecken vom normalen *Polypedilum*-Typus (Abb. 187). Beine gelblich. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ mit einem hyalinen Sporn vom normalen *Polypedilum*-Typus. $Tibia_2$ und $_3$ mit jeweils 2 getrennten Kämmen; jeweils ein Kamm mit 1 langen, kräftigen Sporn (typische *Polypedilum*-Kämme und -Sporne). LR von $P_I$ = 1,6; LR von $P_{II}$ = 0,5; LR von $P_{III}$ = 0,7.

Abdomen: Dunkelbraun bis braun. Hypopygium (Abb. 185 und Abb. 186).

Imago ♀: Färbung wie bei der Imago ♂. Antenne 6gliedrig. Genitalsegmente (Abb. 188).

Geographische Verbreitung: Seychellen, Cape Province, Kivu-Gebiet (Zaire), Nigeria, Kamerun, Tschad und Elfenbeinküste (DEJOUX 1973, 1974).

Ökologische Angaben: Die Larven leben in den stilleren Zonen der Bachuferbereiche auf sandigem Substrat, das stark mit allochthonem Pflanzenmaterial wie Blatt- und Pflanzenstengelresten durchsetzt ist. In den Emergenzfängen trat diese Species das ganze Jahr über regelmäßig auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Siehe Differentialdiagnose. FREEMAN (1958: 296) führt aus: „Superficially this species resembles *brunneicornis* but it differs as

follows: size smaller (wing length 1·5 mm.), colour darker, being brown rather than yellow, A. R. only 0·5, styles of male hypopygium narrow (Text-fig. 4, g) and with a much less complete row of hairs, appendage 1 smaller, apical hair of appendage 2 shorter. It is quite possible that this is only a smaller form of *brunneicornis* but it is preferable to keep them separate until there is more information on the limits of the species in the genus."

Untersuchtes Material: 148 Imagines ♂, 63 Imagines ♀, Emergenzfänge; 60 Imagines aus Aufzuchten.

*Stenochironomus spatuliger* Kieffer 1922
Kieffer 1922: 60

Synonymie: ? *Stenochironomus trispinosus* Kieffer (1922) und ? *Stenochironomus pygmaeus* Kieffer (1922) nach Freeman (1957b: 410)

Typus: Nach Freeman (1957b: 411) sind alle Typen vermutlich verlorengegangen. Sie stammten aus Französisch-Kamerun: Kribi.

Differentialdiagnose: Hypopygium mit kurzem Anhang 1, der eine von seiner Basis bis zur apikalen Spitze verlaufende Reihe von 5 Borsten aufweist. Analspitze in Aufsicht ganz leicht bauchig verbreitert, apikal stumpf endend. Der anale Rand des Tergites IX jederseits neben der Analspitze mit mehreren auffällig dicken, kräftigen Borsten.

Beschreibung:
Larve und Puppe unbekannt.
Imago ♂: Kopf: Gelblich. Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Jederseits 13—14 Postorbitalborsten vorhanden, nicht ganz bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; Endglied distal leicht verjüngt; AR = 1,2—1,5.

Thorax: Färbung einheitlich gelblich ohne Ausprägung einer Streifung. Antepronotalloben nicht stark entwickelt. Mesonotum steil zum Antepronotum hin abfallend. Etwa 20 Acrostichalborsten in einer Längsreihe angeordnet und ungefähr bis zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax reichend; sie beginnen unmittelbar hinter der abfallenden Kante des Mesothorax zum Antepronotum. Jederseits 17 bis 18 Dorsozentralborsten in einer Längsreihe sowie jederseits 6 posteriore Notopleuralborsten in einer Reihe angeordnet. Scutellum mit einer Querreihe von 12 langen, kräftigen Borsten; darüber eine weitere Querreihe von meist 5 schwächeren, kürzeren Borsten. Flügelmembran nackt; fein, aber deutlich punktiert. Squama mit einer Franse von 10 Borsten. Borsten am unteren Rand der Flügelmembran annähernd skalpellförmig. Anallappen deutlich entwickelt. Costa nicht über $r_{4+5}$ hinaus verlängert, weit distal von $cu_1$ in Höhe von m endend. $r_{2+3}$ sehr undeutlich und dicht parallel zu $r_1$ verlaufend. fcu ein wenig, aber doch eindeutig distal von r-m liegend. an in Höhe von fcu endend. Flügellänge 2,3—2,4 mm (nach Freeman [1957b: 411] 1,5—2,0 mm). Halteren jeweils mit 6 kurzen, sehr feinen Börstchen. Beine weißlich-gelblich. Pulvillen vorhanden. Krallen spitz endend. $Tibia_1$ distal mit einem Schüppchen, auf dem apikal ein sehr kleiner Sporn aufsitzt. $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 breiten, zusammenhängenden Kämmen; jeder Kamm mit 1 gleich langen Sporn (diese Kämme und Sporne vom normalen *Stenochironomus*typus; Goetghebuer 1937—1954, Tafel I).

Abdomen: Gelblich. Tergite mit zahlreichen Borsten von uncharakteristischer Anordnung. Hypopygium (Abb. 196 und Abb. 197 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: Nach FREEMAN (1957: 411): „Female similar to male in colour; antennal segments 3—5 with well-developed necks, segment 6 about one and a half time as long as 5."

Geographische Verbreitung: Nach FREEMAN (1957b: 411): „Sudan 3♂, Khartoum, 1. 1923 (S. Hirst); 12♂, 6♀, Khartoum; 10. 1951 (D. J. Lewis). Nigeria 1♀, Alizaga, 1. 1955 (R. W. Crosskey). Gold Coast 5♂, 11♀, Red Volta, Nangodi, 10. 1954 (G. Crisp). Belgian Congo 2♂, 1♀, Elisabethville, 2. 1939 (H. J. Brédo); 1♂ Maka Lualaba, 1. 1939 (H. J. Brédo)". DEJOUX (1974a: 73 und 1976: 23—24) wies die Art auch im Senegal nach. Zusätzlicher Fundort: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: In den Aufzuchtboxen schlüpfte diese Species nicht. Es können somit keine Angaben gemacht werden, welches Substrat und welche Bereiche des Fließgewässers die Larven bevorzugen. In den Emergenzfängen trat die Art nur ganz vereinzelt im Juni, August, September, November und Dezember 1972 sowie im Februar 1973 auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Diese Art entspricht in allen entscheidenden imaginalen Merkmalen der Gattung *Stenochironomus* Kieffer. Nach FREEMAN ähneln sich alle afrikanischen Arten südlich der Sahara sehr stark. Die Gattung *Stenochironomus* ist auch mit einigen Arten in der Holarktis vertreten. Das Hypopygium dieser afrikanischen Species entspricht weitgehend dem der palaearktischen Art *S. gibbus* Fabr. (vgl. GOETGHEBUER 1937—1954, Tafel III). EDWARDS (1929: 399) hat aus England eine Species *Microtendipes hibernicus* von dunkler Färbung beschrieben, die ebenfalls ein sehr ähnliches Hypopygium aufweist.

Untersuchtes Material: 13♂, 1 (vermutlich) zugehöriges ♀, Emergenzfänge.

*Rheotanytarsus montanus* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ einschließlich Puppenhaut, 26. 10. 72, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire), Paratypen sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Anhang 1 distal leicht hakenförmig ausgezogen. Anhang 2a kurz; die Distalplatte stellt noch keine einheitliche Platte dar; distal sind somit noch voneinander getrennte Endzipfel deutlich erkennbar. Antennenendglied der Imago ♂ sehr kurz. Prothorakalhorn der Puppe lang, schlauchförmig und ohne Spitzenbesatz. Abdominaltergite II bis IV im oralen Bereich mit jeweils 1 Paar länglicher Spitzenschildchen. Eine Borste jeweils auf den Dorsalflächen der Analsegmente neben den L-Schlauchborsten fehlt. L-Schlauchborsten nicht sehr lang.

Beschreibung:

Larve: Das Material reichte für eine exakte Beschreibung nicht aus. Das Larvengehäuse besteht aus Sandkörnchen (Abb. 203).

Puppe: Grundfärbung weißlich. Pleurite sowie bisweilen einige laterale Bereiche der Abdominaltergite leicht bräunlich. Frontalborsten (Abb. 205). Prothorakalhorn sowie Chaetotaxie des Thoraxbereiches (Abb. 204). Abdominaltergite sowie Pleurite (Abb. 206). Sternite ohne Chagrin und Spitzen. L-Schlauchborsten der Analsegmente nicht sehr zahlreich (jederseits 10—12) und nicht sehr lang. Eine Borste jeweils auf den Dorsalflächen der Analsegmente neben den L-Schlauchborsten fehlt.

Imago ♂: Kopf: Gelblich. Augen nackt; dorsalwärts stegartig verlängert. 8 bis 10 Postorbitalborsten jederseits in einer Querreihe hinter den Augen; sie reichen fast bis zur Medianlinie des Kopfes. Palpen normal, lang. Antenne 14gliedrig; Endglied sehr kurz und distal mit 1 geraden Apikalborste; AR = 0,15; Verhältnis 14. Glied zum 13. Glied = 1,5—1,6.

Thorax: Grundfärbung bräunlich. Streifung braun, nicht sehr scharf abgesetzt. Dorsomedianstreifen verschmolzen; beginnen gleich hinter dem Antepronotum und reichen gut bis zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax. Die Dorsolateralstreifen verlaufen jeweils dicht unterhalb der Dorsozentralborstenlängsreihe. Distaler Teil des Sternopleurites braun. Postnotum braun. Loben des Antepronotums nur median stark verschmälert und reduziert; Borsten fehlen auf den Loben. Meist 10 Dorsozentralborsten in hellen Malen stehend und jederseits in einer Längsreihe verlaufend. Acrostichalborsten kräftig und lang. Sie beginnen ganz vorne am Mesothorax, reichen bis gut zur Hälfte der Medianlinie des Mesothorax und sind gegeneinander etwas versetzt in einer Längsreihe angeordnet. 1 posteriore Notopleuralborste jederseits vorhanden. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Humeralgruben sehr klein, rund und scharf begrenzt. Scutellum mit einer medianen Querreihe von meist 6 Borsten. Flügel (Abb. 201). Beine gelblich-bräunlich. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ mit 1 kurzen Sporn. $Tibia_2$ mit 2 getrennten Kämmen vom normalen *Rheotanytarsus*-Typus; innerer Kamm mit 1 kurzen Sporn, äußerer Kamm mit 1 langen Sporn. $Tibia_3$ ebenfalls mit 2 normalen, getrennten Kämmen; jeder Kamm mit 1 langen Sporn.

Abdomen: Bräunlich. Tergite mit jeweils einer annähernd basalen sowie einer annähernd median verlaufenden Borstenquerreihe. Hypopygium (Abb. 198, Abb. 199 und Abb. 200 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: Färbung und Beborstung des Thorax sowie des Abdomens weitgehend wie bei der Imago ♂. Fühler 6gliedrig; Endglied distal mit einigen Sinnesborsten und von der gleichen Länge wie das vorletzte Glied. Genitalsegmente (Abb. 202).

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven wurden auf Steinen und grobem Schotter in schnell fließenden Bachbereichen angetroffen. In den Emergenzfängen trat die Art das ganze Jahr über auf. Im April 1972 sowie ab Dezember 1972 bis März 1973 gingen die Individuenzahlen deutlich zurück.

Beziehungen zu verwandten Formen: *R. montanus* ist sehr nahe verwandt mit der palaearktischen Art *R. reissi* Lehmann (1970). Dies wird durch die Anhänge 1 und 2a, die Form der Analspitze sowie die Bewaffnung der Abdominaltergite der Puppe belegt. Dennoch handelt es sich bei *R. montanus* mit Sicherheit um eine eigenständige Species, die sich von *R. reissi* durch einen ungewöhnlich niedrigen AR-Wert, distal sich weniger schmal verjüngende Endglieder, einen etwas unterschiedlichen Analkammbereich und einen distal deutlich schwächer hakenförmig ausgezogenen Anhang 1 klar abgrenzen läßt. Auch eine enge Verwandtschaft mit *R. ringei* Lehmann (1970) ist möglich. Von dieser Art, die auch in Nordafrika vorkommt, ist die Puppe jedoch noch unbekannt (vgl. Lehmann 1970: 368 bis 375).

Untersuchtes Material: 462 ♂, 68 ♀, Emergenzfänge; 50 Imagines aus Aufzuchten.

*Rheotanytarsus ororus* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ einschließlich Puppenhaut, 20. 10. 1972, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Das Hypopygium weist neben der bei allen *Rheotanytarsus*-Arten vorhandenen, ventral hinter dem Anhang 1 liegenden Borste zusätzlich einen sehr kurzen, aber dennoch deutlichen Anhang auf, der vermutlich dem Anhang 1a der *Tanytarsus*-Arten entspricht. Dieser angedeutete Anhang ist mir bei keiner anderen *Rheotanytarsus*-Species bekannt. Die Puppe auf den Schwimmplatten dorsal-lateral mit je 1 Borste neben dem L-Schlauchborstensaum.

Beschreibung:

Larve: Es liegt eine Kopfkapsel vor, die dem Holotypus zugeordnet werden kann. Allerdings ist diese Kopfkapsel nicht sehr gut erhalten, so daß hier auf eine Beschreibung der Larve verzichtet werden muß. Die Larven leben ebenfalls in Gehäusen, deren Ausgang in Zipfeln ausgezogen ist.

Puppe: Färbung weißlich; insbesondere die Pleurite VI bis VIII teilweise leicht bräunlich. Frontalborsten (Abb. 209). Prothorakalhorn sowie Chaetotaxie des Thoraxbereiches (Abb. 210). Abdominaltergite und Pleurite (Abb. 211). Sternite des Abdomens ohne Chagrin und ohne Spitzenbewaffnung. Schwimmplatten dorsal-lateral mit je 1 Borste neben dem L-Schlauchborstensaum, der meist aus 18—20 Borsten besteht.

Imago ♂: Körperfärbung einheitlich grünlich-gelb. Thorax ohne Streifen. Kopf: Augen nackt, dorsalwärts deutlich verlängert. Jederseits mit einer Querreihe von meist 6 Postorbitalborsten, die sich nur unmittelbar hinter den Augen befinden. Palpen normal, lang. Antenne 14gliedrig; Endglied distal mit 1 geraden Apikalborste; AR = 0,4—0,5. Die Grenze zwischen dem 13. und 14. Antennenglied unscharf.

Thorax: Antepronotalloben reduziert, vom normalen *Rheotanytarsus*-Typus. Humeralgruben klein, rund und scharf begrenzt. Jederseits eine Längsreihe von 9—10 Dorsozentralborsten, die in Höhe des Humeralgrubenbereichs beginnt. Deutliche Acrostichalborsten gegeneinander etwas versetzt in einer Längsreihe angeordnet und ein wenig hinter der Höhe der Humeralgrubenbereiche endend. 1 posteriore Notopleuralborste jederseits. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Scutellum mit einer medianen Querreihe von 7 Borsten. Halteren jeweils mit 6 feinen Börstchen. Flügel vom normalen *Rheotanytarsus*-Typus. Squama nackt. Anallappen vollkommen reduziert. Costa nicht über $r_4{+}_5$ hinaus verlängert; endet nur wenig distal von $cu_1$. $r_2{+}_3$ fehlt. an endet noch ein wenig vor fcu. fcu weit distal von r-m; r-m sehr schräg verlaufend. Flügel dicht mit Makrotrichien besetzt; ganz nackt ist lediglich das Costalfeld. Flügellänge 1,2—1,3 mm. Beine gelblich. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ mit 1 kurzen Sporn. $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 deutlich getrennten, typischen *Rheotanytarsus*kämmen; jeder Kamm mit 1 langen Sporn.

Abdomen: Tergite mit einer oralen sowie einer annähernd median verlaufenden Borstenquerreihe. Hypopygium (Abb. 207 sowie Differentialdiagnose). Anhang 2a mit einer weitgehend einheitlichen Distalplatte (Abb. 208).

Imago ♀: Es liegt lediglich ein nicht mehr sehr gut erhaltenes Weibchen vor, das mit Sicherheit *R. ororus* zugeordnet werden kann. Eine Beschreibung soll hier nicht gegeben werden.

Geographische Verbreitung: In der Coll. Dejoux liegen zahlreiche Imagines und

Puppen aus Fließgewässern der Elfenbeinküste vor. Es ist anzunehmen, daß diese Art nicht nur in Ost-Zaire, sondern zumindest auch in Westafrika weit verbreitet ist.

Ökologische Angaben: Die Larvengehäuse befanden sich ausschließlich auf Steinen in schnell strömenden Bachbereichen. Aus den Emergenzfängen lagen vom April bis Juli 1972 insgesamt nur 4 Imagines ♂ vor. Die Tiere von der Elfenbeinküste stammten ebenfalls aus Fließgewässern (Driftproben).

Beziehungen zu verwandten Formen: *R. ororus* ist eventuell näher verwandt mit der palaearktischen Species *R. curtistylus* Goetghebuer 1921 (Lehmann 1970: 346 bis 348 und 359—360). Vor allem weisen die Puppen gewisse Gemeinsamkeiten auf (Prothorakalhorn, Bewaffnung der Tergite, jeweils 1 dorsale Borste auf dem Analsegment in der Nähe der lateralen Schlauchborsten). Vermutlich steht *R. ororus* der afrikanischen Species *R. fuscus* Freeman sehr nahe. Doch Freeman erwähnt ausdrücklich, daß dieser Art der Anhang 1a fehlt (Freeman 1958 und Scott 1967).

Untersuchtes Material: 4♂, Emergenzfänge; 4♂, 1♀ einschließlich Puppenhäute aus Aufzuchten. Weiteres Material aus Coll. Dejoux.

*Rheotanytarsus samaki* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, 9. 5. 72, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Analspitze des Hypopygiums distal ganz spitz. Anhang 1 distal in eine kurze, hakenförmige Verlängerung ausgezogen. Die Basis von Anhang 1 im Bereich der Außenkante leicht buckelförmig.

Beschreibung: Larve und Puppe unbekannt.
Imago ♂: Kopf: Gelblich. Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Jederseits eine Postorbitalborstenquerreihe von 9—10 kräftigen Borsten, die nicht bis zur Medianlinie des Kopfes reicht. Palpen normal, lang. Antenne 14gliedrig. Die Grenzen zwischen den Gliedern 11 und 12 sowie 13 und 14 sehr undeutlich, nur schwer feststellbar. Endglied mit einer geraden Apikalborste. AR = 0,6—0,7.
Thorax: Färbung einheitlich gelblich. Antepronotalloben vom normalen *Rheotanytarsus*-Typus. 19—20 kräftige Acrostichalborsten ganz vorne am Mesothorax beginnend, bis etwa zur Höhe der Humeralgrubenbereiche reichend; die Borsten sind — wie bei der Mehrzahl der *Rheotanytarsus*-Arten — gegeneinander etwas versetzt in einer Längsreihe angeordnet. Jederseits 8—9 Dorsozentralborsten in einer Längsreihe angeordnet und etwa in Höhe der Humeralgrubenbereiche beginnend. 1 posteriore Notopleuralborste jederseits vorhanden. Eine weitere Beborstung des Mesothorax fehlt. Scutellum mit einer medianen Querreihe von 7—8 Borsten. Humeralgruben sehr klein, rund und scharf begrenzt. Halteren jeweils mit 5 sehr feinen, kurzen Börstchen. Flügel (Abb. 215). Beine gelblich. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ mit einem kurzen Sporn. $Tibia_2$ und $_3$ jeweils mit 2 deutlich getrennten, normalen *Rheotanytarsus*-Kämmen; jeder Kamm mit 1 langen Sporn. Hypopygium (Abb. 212, Abb. 213 und Abb. 214 sowie Differentialdiagnose). Anhang 2a mit noch nicht vollständig einheitlicher Distalplatte.
Imago ♀: Nicht mit Sicherheit bekannt.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Eine Aufzucht dieser Species gelang nicht. In den Emergenzfängen trat *R. samaki* fast das ganze Jahr über vereinzelt, aber regelmäßig auf.

Beziehungen zu verwandten Formen: Anhand der Anhänge 1 und 2a kann vermutet werden, daß *R. samaki* den Arten *R. montanus* und *R. reissi* nahesteht. Ohne Vorliegen der Metamorphosestadien von *R. samaki* können allerdings hierüber noch keine gesicherten Ausführungen gemacht werden.

Untersuchtes Material: 89♂, Emergenzfänge.

*Cladotanytarsus irsacus* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ einschl. der dazugehörigen Puppenhaut, 28. 11. 1972, Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire) sowie weiteres Material in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Färbung einheitlich gelblich-grün. Flügel nur auf dem distalen Bereich mit Makrotrichien. Analspitze in Aufsicht kurz, breit-dreieckig. Anhang 2a ist lang und reicht bis über Anhang 2 hinaus. Endglieder (Styli) sehr kurz, wie gestaucht wirkend. Analtergit jederseits mit einem kleinen Lateralzahn.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Färbung weißlich; lediglich Pleurite VI—VIII bräunlich. Frontalborsten (Abb. 220). Prothorakalhorn (Abb. 211). Abdomen der Puppenhaut (Abb. 222 und Abb. 223).

Imago ♂: Kopf: Augen nackt; dorsalwärts nicht verlängert. Jederseits eine Querreihe von etwa 8 Postorbitalborsten, die fast bis zur Medianlinie des Kopfes reichen. Antennen 14gliedrig; AR = 0,29—0,30. Palpen normal.

Thorax: Einheitlich gelblich-grün und ohne Streifung. Beine ebenfalls einheitlich gelblich-grün. Antepronotalloben in Seitenansicht leicht keilförmig. Acrostichalborsten deutlich entwickelt und bis über die Hälfte der Medianlinie des Mesothorax hinaus reichend. Jederseits 5 Dorsozentralborsten in einer Längsreihe angeordnet, die etwa in Höhe des Humeralgrubenbereiches beginnt. 1 posteriore Notopleuralborste jederseits vorhanden. Scutellum mit einer medianen, unregelmäßigen Querreihe von 5—6 Borsten. Flügel (Abb. 219). Beine normal. $Tibia_1$ mit 1 kleinen Sporn. $Tibia_2$ und $_3$ mit 2 deutlich getrennten Kämmen; von diesen Kämmen jeweils einer mit 1 kurzen, der andere mit 1 langen Sporn. Pulvillen fehlen.

Abdomen: Gelblich-grünlich. Tergitbeborstung weitgehend in 2 Querreihen angeordnet. Hypopygium (Abb. 216 und Abb. 217 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: Es lag nicht genügend gesichertes Material für eine genauere Beschreibung vor.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven wurden hauptsächlich auf Steinen in schnell strömenden Bachbereichen gefunden. Einige Tiere wurden ebenfalls in Nähe der Uferbereiche auf Sand- und Kiesbänken angetroffen. In den Emergenzfängen konnte diese Species nicht identifiziert werden, da sie unter dem Stereomikroskop nicht von den *Tanytarsus*-Arten unterschieden werden konnte.

Beziehungen zu verwandten Formen: *C. irsacus* zeigt auf Grund des Hypopygiums eine größere Ähnlichkeit mit *Tanytarsus (Cladotanytarsus) linearis* Freeman

(FREEMAN 1958: 351—352). Doch ist der Anhang 1a bei *C. irsacus* deutlich länger als derjenige von *T. (C.) linearis,* die aus der Cape Province nachgewiesen ist. Auch sind leider die palaearktischen *Cladotanytarsus*-Arten noch zu unbekannt, als daß über phylogenetische Fragen schon diskutiert werden könnte (vgl. HIRVENOJA 1962: 173—181).

Untersuchtes Material: 8♂, Aufzuchten.

*Tanytarsus bukavus* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut, 29. 9. 1972), Paratypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut, 27. 9. 1972) sowie weiteres Material vom Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire, in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Differentialdiagnose: Hypopygium mit zahlreichen Dornen an der Analspitze. Anhang 1 lateral an der Außenkante mit einem fein behaarten Bereich. Anhang 1a apikal etwas distalwärts gebogen. Anhang 2a lang und mit verzweigten, schlanken, langen Endlamellen. Endglieder (Styli) kurz. Basalglieder (Coxite) mit sehr langen Borsten. Analtergit ohne Lateralzähne.

Beschreibung:

Larve: unbekannt

Puppe: Ohne Pigmentierung. Frontalborsten (Abb. 228). Prothorakalhorn sowie die wichtigsten Borsten des Thoraxbereiches (Abb. 229). Abdominaltergite (Abb. 230). Prothorakalhorn mit mehreren, hyalinen Spitzen. Analflossen mit 26—30 langen L-Schlauchborsten sowie mehr mediandorsal jederseits mit 2 weiteren Schlauchborsten. Analsporne von Tergit VIII (Abb. 231). Sternit I in den lateralen Bereichen jederseits mit einem Fleck feiner, kurzer Spitzchen.

Imago ♂: Kopf: Gelblich-grünlich. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Jederseits 8—10 Postorbitalborsten in einer Querreihe angeordnet und nicht ganz bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; Endglied distal abgestumpft; mit 1 deutlichen Apikalborste; AR = 0,40—0,45.

Thorax: Färbung einheitlich gelblich-hellgrün. Eine Streifung fehlt. Antepronotum vom normalen *Tanytarsus*-Typus; ohne Borsten. Acrostichalborsten reichen bis in Höhe der Humeralgrubenbereiche. Ab Höhe der Humeralgrubenbereiche beginnt dann jederseits eine Längsreihe von 6 langen Dorsozentralborsten. Jederseits 1 posteriore Notopleuralborste vorhanden. Scutellum nur mit 2 median und nebeneinander angeordneten Borsten. Flügel (Abb. 227). $r_{2+3}$ vorhanden, aber nicht sehr deutlich. Halteren mit jeweils 4—5 feinen, kurzen Börstchen. Beine gelblich-grünlich. Tarsen normal. Pulvillen fehlen. $Tibia_1$ mit 1 relativ langen Sporn. $Tibia_2$ mit 2 getrennten Kämmen; ein Kamm mit 1 kurzen, der andere mit 1 langen Sporn. $Tibia_3$ mit 2 getrennten Kämmen; jeder Kamm mit 1 langen Sporn.

Abdomen: Gelblich-hellgrün. Tergitbeborstung weitgehend in 2 Querreihen angeordnet. Hypopygium (Abb. 224, Abb. 225, Abb. 226 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: Es lag für eine exakte Untersuchung und Beschreibung nicht genügend gesichertes Material vor.

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Über 30 Imagines ♂ wurden in den Aufzuchtboxen zum Schlüpfen gebracht. Die Aufzuchten lagen im September, Oktober, November und Dezember 1972. Die Larven dieser Species leben in den Uferbereichen der Bäche.

Als Substrat wird feiner Kies und Sand, vermengt mit organischem Material, bevorzugt. Aus den Emergenzfängen wurden 3 Imagines ♂ Ende April 1972 ausgesammelt. Weiteres Material dieser Species wurde von den Emergenzfängen nicht ausgewertet, da mittels des Stereomikroskopes *T. bukavus* von einigen anderen *Tanytarsini*-Arten nicht unterschieden werden konnte.

Beziehungen zu verwandten Formen: Auf Grund des Hypopygiums könnte *T. bukavus* der Gattung *Cladotanytarsus* zugeordnet werden (langer Anhang 2a, sehr kurze Endglieder!). Die Puppenhaut (insbesondere der Bau des Prothorakalhornes!) verweist diese Species jedoch in die Gattung *Tanytarsus*. Eventuell könnte für *T. bukavus* sowie auch für *T. congolensis* eine neue Gattung aufgestellt werden. Um dieses zu entscheiden, müßten jedoch auch die Larvenstadien vorliegen.

Untersuchtes Material: 27 ♂ sowie Puppenhäute aus Aufzuchten; 3 ♂, Emergenzfänge.

*Tanytarsus congolensis* sp. n.

Typus: Holotypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut, 15. 9. 1972) sowie Paratypus (1 Imago ♂ mit Puppenhaut, 5. 10. 1972) vom Kalengo, Kivu-Gebiet, Zaire, in der Zoologischen Staatssammlung, München.

Beschreibung und Differentialdiagnose:

Larve: unbekannt

Puppe: Weitgehend wie die Puppenexuvie von *T. bukavus*. Folgende Unterschiede bestehen zu *T. bukavus:*

Thorakalborsten neben dem Prothorakalhorn (Humeralborsten 1—3) bei *T. congolensis* gleich stark (Abb. 236).

Abdominalsternit I lateral ohne Spitzchen-Flecken.

Spitzenflecken auf den Abdominaltergiten III—V kürzer und rundlicher; Dornen stärker als bei *T. bukavus* (Abb. 237).

Imago ♂: Färbung und Beborstung von Kopf, Thorax, Beinen und Abdomen weitgehend wie bei *T. bukavus*. Folgende Unterschiede bestehen zu *T. bukavus:* Antenne 13gliedrig; die Grenzen zwischen den Gliedern 11/12 und 12/13 sehr undeutlich. AR = 0,3. Flügel mit einer Costa, die etwas proximal von $cu_1$ endet; $r_{2+3}$ sehr undeutlich (Abb. 235). Flügellänge 1,2—1,3 mm. Scutellum mit 6—7 Borsten in einer unregelmäßigen Querreihe. Anhang 1 lateral an der Außenkante ohne Behaarung; von annähernd rechteckiger Form (Abb. 232 und Abb. 234). Anhang 1a apikal nicht distalwärts gebogen (Abb. 234). Analtergit jederseits mit 2 sehr kleinen Lateralzähnen (Abb. 232). Analspitze mit zahlreichen Dornen und breiter als bei *T. bukavus* (Abb. 233).

Imago ♀: unbekannt

Geographische Verbreitung: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: Die Larven bevorzugen sandige bis leicht schlammige Uferbereiche der Bäche. Die Imagines schlüpften in den Aufzuchtboxen im September und Oktober 1972. Bei den Emergenzfängen konnte *T. congolensis* nicht ausgewertet werden.

Beziehungen zu verwandten Formen: Es gilt für *T. congolensis* das bereits an dieser Stelle für *T. bukavus* Angeführte.

Untersuchtes Material: 3 ♂ mit Puppenhäuten aus Aufzuchten.

*Tanytarsus luctuosus* Freeman 1958
Freeman 1958: 339

Typus: Holotypus (1 Imago ♂, Cape Province, Januar 1953, K. M. F. Scott leg.) sowie ein Paratypus (1 Imago ♂, Transvaal) im British Museum, London.

Differentialdiagnose: Hypopygium ohne Anhang 1a; Anhang 2a mit langen, schlanken, distal nicht gespaltenen Endlamellen. Prothorakalhorn der Puppenhaut ohne Spitzchen.

Beschreibung: Larve: unbekannt

Puppe: Es lag aus einer Aufzuchtbox eine reife Puppe ♂ vor, die nicht mehr sehr gut erhalten war. Eine vollständige Beschreibung der Puppenhaut ist somit nicht möglich. Frontalborsten vorhanden, nicht sehr kräftig. Prothorakalhorn sowie ein Teil der Chaetotaxie des Thorax (Abb. 240). Abdominaltergit I ohne Chagrin. Abdominaltergite II und III (Abb. 241). Tergite IV und V vermutlich mit der gleichen Spitzenbewaffnung wie Tergite III, VI und VII. Analsporn von Tergit VIII (Abb. 242). Tergit VIII lateral-oral jederseits mit einem Fleck von sehr feinen, winzigen Spitzchen. Analflossen mit langen L-Schlauchborsten.

Imago ♂: Kopf: Bräunlich-braun. Augen nackt, dorsalwärts verlängert. Jederseits eine Querreihe von etwa 10 Postorbitalborsten, die nicht ganz bis zur Medianlinie des Kopfes reichen. Palpen normal. Antenne 14gliedrig; distal stumpf endend und mit 1 kurzen Apikalborste; AR = 1,0 (nach Freeman AR = 0,8).

Thorax: Färbung einheitlich braun und ohne deutliche Streifen (nach Freeman Färbung schwarz). Antepronotum vom normalen *Tanytarsus*-Typus ohne Beborstung. Die Acrostichalborsten reichen bis zur Höhe der Humeralgrubenbereiche. In diesem Bereich beginnen die Dorsozentralborsten (jederseits 6 Borsten in einer Längsreihe bis dicht vor das Scutellum reichend). 1 posteriore Notopleuralborste jederseits vorhanden. Halteren braun (nach Freeman schwarz) und mit jeweils 5 kurzen, winzigen Borsten auf der Schwingkölbchenfläche sowie mit 3 Börstchen am Schwingkölbchenrand. Scutellum mit einer etwas unregelmäßigen Querreihe von meist 6 Borsten. Flügel (Abb. 239). Beine braun, normal. Pulvillen fehlen; Empodien deutlich. $Tibia_1$ mit 1 kurzen Sporn. $Tibia_2$ mit 2 getrennten Kämmen; einer der Kämme mit 1 langen Sporn. $Tibia_3$ mit 2 getrennten Kämmen; der eine Kamm mit 1 kurzen, der andere Kamm mit 1 langen Sporn (nach Freeman nur der äußere Kamm von $Tibia_3$ mit einem Sporn. Die Ausbildung der Sporne kann jedoch bei vielen Tanytarsini von Population zu Population variieren, wie mir dieses z. B. bei der Gattung *Rheotanytarsus* bekannt ist).

Abdomen: Braun (nach Freeman schwarz). Hypopygium (Abb. 238 sowie Differentialdiagnose).

Imago ♀: unbekannt

Geographische Verbreitung: Nach Freeman (1958: 339): „Holotype male, Cape Province: Platteklip Gorge, 1. 1953 (K. M. F. Scott); paratype 1♂, Transvaal: Magoebaskloof, nr. Tzaneen, 5. 1955 (A. D. Harrison). Both specimens are in the British Museum." Zusätzlicher Nachweis: Kivu-Gebiet, Zaire.

Ökologische Angaben: In den Emergenzfängen konnte diese Species nicht ausgewertet werden, da sie unter dem Stereomikroskop nicht gesichert ausgesammelt werden konnte. Eine Larve wurde auf einem Stein im rasch strömenden Wasser nachgewiesen; die Imago schlüpfte am 9. 11. 1972 in einer der Aufzuchtboxen. In den

Emergenzfängen wurden bei „Stichproben"-Präparationen 1 Imago ♂ vom 11. 4. 1972 sowie 1 weitere Imago ♂ vom 12. 6. 1972 festgestellt.

Beziehungen zu verwandten Formen: Hierüber kann noch nichts Gesichertes ausgesagt werden. Von den europäisch verbreiteten *Tanytarsus*-Arten unterscheidet sich *T. luctuosus* eindeutig durch die vollständige Reduzierung von Anhang 1a sowie durch den langen Anhang 2a, dessen distaler Teil auch anders strukturiert ist, als dieses bei den palaearktischen *Tanytarsus*-Species bekannt ist (vgl. Reiss und Fittkau 1971).

Untersuchtes Material: 3 ♂, eine Puppenhaut.

### 5.4 Verteilung der Arten auf Unterfamilien bzw. Tribus

Von Fließgewässern der gemäßigten Zonen gilt allgemein, daß die Orthocladiinae stark dominieren. Ringe (1974) wies im Breitenbach (Bundesrepublik Deutschland, Hessen) ein Artenzahlverhältnis Orthocladiinae zu Chironominae von 67,8 % : 24,8 %, im Rohrwiesenbach (ebenfalls Hessen) jedoch nur noch ein entsprechendes Verhältnis von 58,9 % : 32,9 % nach.

Der Autor führt aus, daß die Untersuchungsstelle Breitenbach (Btb.) in einem kühlen, schnell fließenden Bachabschnitt, also im oberen Bereich des Rhithrals, die Untersuchungsstelle Rohrwiesenbach (Rwb.) dagegen bereits durch das langsamer fließende, im Sommer wärmere Wasser unterhalb der Salmonidenregion lag. Noch deutlicher wird diese Verschiebung des Verhältnisses Orthocladiinae zu Chironominae zugunsten der Chironominae im Rohrwiesenbach, wenn die Individuenzahl der einzelnen Gruppen miteinbezogen werden. Vgl. nachfolgende Tabelle aus Ringe (1974: 250):

Tabelle II

Anteil der U.-Fam. und Tribus der Chironomidenfauna in Btb. und Rwb.

| | Btb. | | Rwb. | | Gesamt- |
|---|---|---|---|---|---|
| | Artenzahl | in % | Artenzahl | in % | artenzahl |
| Tanypodinae | 6 | 7,4 | 7 | 8,2 | 9 |
| Diamesini | 6 | 7,4 | 6 | 7,0 | 8 |
| Orthocladiini | 30 | 37,0 | 25 | 29,5 | 32 |
| Metriocnemini | 19 | 23,4 | 19 | 22,4 | 24 |
| Chironomini | 11 | 13,6 | 16 | 18,8 | 20 |
| Tanytarsini | 9 | 11,2 | 12 | 14,1 | 15 |
| Total | 81 | 100,0 | 85 | 100,0 | 108 |

Arten- und Individuenzahl an Btb. und Rwb.

| | Btb. | | | | Rwb. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Artenzahl | | Individuenzahl | | Artenzahl | | Individuenzahl | |
| | abs. | % | abs. | % | abs. | % | abs. | % |
| Tanypodinae | 6 | 7,4 | 747 | 0,3 | 7 | 8,2 | 834 | 1,4 |
| Orthocladiinae | 55 | 67,8 | 277 582 | 97,6 | 50 | 58,9 | 20 912 | 35,8 |
| Chironominae | 20 | 24,8 | 6 168 | 2,1 | 28 | 32,9 | 36 848 | 62,8 |
| Total | 81 | 100,0 | 284 497 | 100,0 | 85 | 100,0 | 58 594 | 100,0 |

Noch ausgeprägter ist die Artenzahl der Orthocladiinae im Vergleich zu den Chironominae im Kalengo reduziert. Hier wurden 24 Orthocladiinae-Arten (52,2 % der Gesamtartenzahl) und 17 Chironominae-Species (36,9 % der Gesamtartenzahl) nachgewiesen (Tabelle III).

Tabelle III

Anteil der Unterfamilien und Tribus der Chironomidenfauna im Kalengo

| | absolute Artenzahl | | Artenzahl in % | | absolute Individuenzahl | Individuenzahl in % | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tanypodinae | 5 | | 10,9 | | 300 | 0,86 | |
| Diamesini | — | | — | | — | — | |
| Orthocladiini | 13 | 24 | 28,3 | 52,2 | 7 844 | 22,33 | 25,91 |
| Metriocnemini | 11 | | 23,9 | | 1 257 | 3,58 | |
| Chironomini | 10 | 17 | 21,7 | 36,9 | 19 545 | 55,64 | 73,23 |
| Tanytarsini | 7 | | 15,2 | | 6 180 | 17,59 | |
| Total | 46 | | 100,0 | | 35 126 | 100,00 | |

Vergleicht man die Sektorendarstellungen der prozentualen Verteilung der einzelnen Chironomiden-Unterfamilien bzw. -Tribus von der Fulda (Hessen), vom Aabach (Nordrhein-Westfalen), Breitenbach und Rohrwiesenbach — alles typische Mittelgebirgsbäche — mit einem Tieflandbach, z. B. der Kossau (Schleswig-Holstein), so zeigt sich deutlich, daß die Chironominae im letzteren Fließgewässertyp die Orthocladiinae zu verdrängen beginnen (vgl. Abb. 243—244 und Lehmann 1971: 508—510).

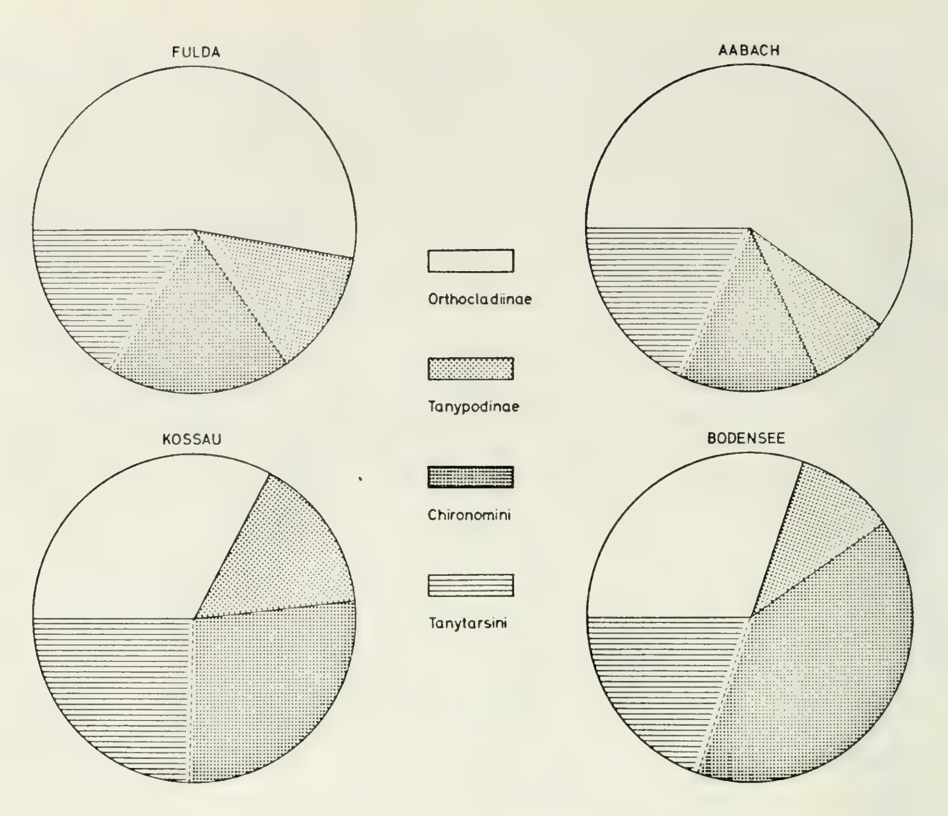



Abb. 243 Sektorendarstellung der prozentualen Verteilung der Arten der einzelnen Chironomiden-Unterfamilien bzw. -Tribus verschiedener Gewässer (aus LEHMANN 1971: 509).

Obwohl der Kalengo im Untersuchungsbereich in bezug auf seine topographischen Merkmale dem Rhithral eines charakteristischen Bergbaches und nicht einem Tieflandbach entspricht, dominieren hier die Orthocladiinae nicht eindeutig, zumal wenn berücksichtigt wird, daß bei der Artenzahl der Orthocladiinae auch einige terrestrische bzw. semiterrestrische Species miterfaßt wurden.

---

Abb. 245 Sektorendarstellung der prozentualen Verteilung der Individuenzahl der jeweiligen Chironomiden-Unterfamilie bzw. -Tribus vom Breitenbach (A), vom Rohrwiesenbach (B) und vom Kalengo (C)

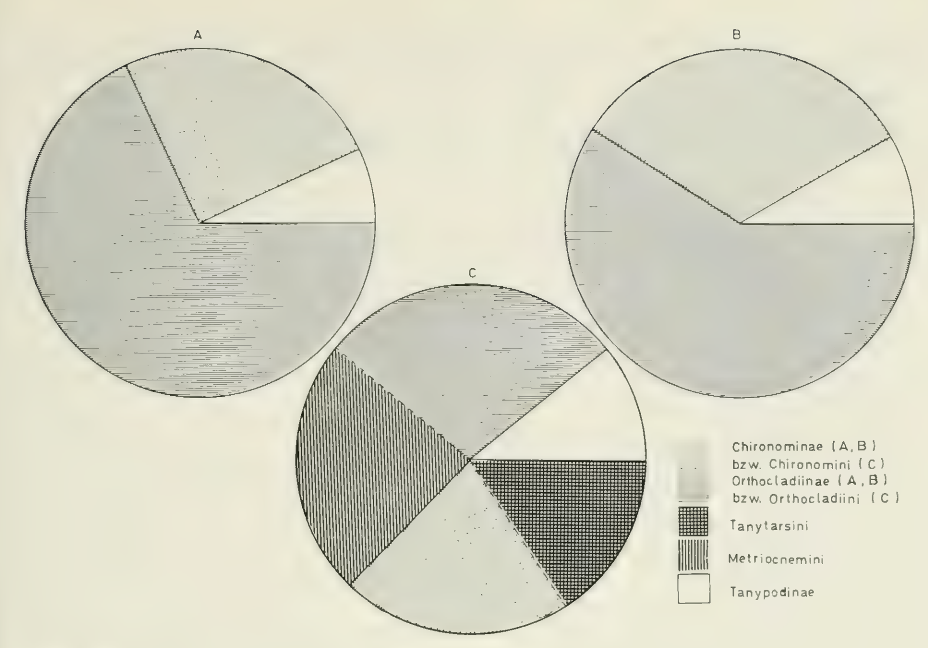
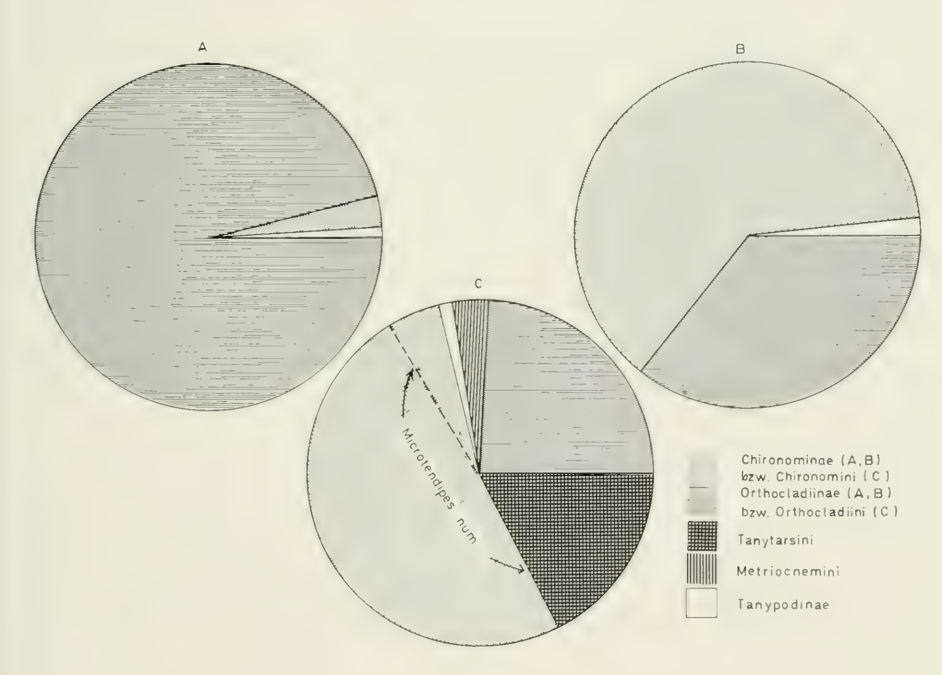



Abb. 244 Sektorendarstellung der prozentualen Verteilung der Arten der einzelnen Chironomiden-Unterfamilien bzw. Tribus vom Breitenbach (A), vom Rohrwiesenbach (B) und vom Kalengo (C)



Werden die Individuenzahlen bei diesen Betrachtungen miteinbezogen, so verschiebt sich das Bild sogar vollkommen zugunsten der Chironominae. Allerdings wird diese Verschiebung hauptsächlich nur von einer Art, *Microtendipes numerosus*, bewirkt. Da *M. numerosus* außerdem eine der größten Species vom Kalengo darstellt, wird von dieser Art auch annähernd 50 % der gesamten Biomasse der Chironomiden-Emergenz gestellt (Abb. 245).

Die Zurückdrängung der Orthocladiinae im Kalengo ist vermutlich zur Hauptsache auf den Faktor „Wassertemperatur" zurückzuführen, denn alle weiteren ökologischen Parameter wie Fließgeschwindigkeit, Sauerstoffgehalt des Wassers, Substratangebot (wenn von dem Fehlen von Wasserpflanzen im Kalengo einmal abgesehen wird) etc. sind in dem zur Diskussion stehenden Untersuchungsbereich des Kalengos weitgehend wie in den entsprechenden Rhithral-Zonen der europäischen Bergbäche gegeben. Diamesini-Arten als meist ausgesprochen kaltstenotherme Tiere fehlen somit auch vollkommen.

Scott (1958) fand im Great Berg River (Western Cape Province, South Africa) insgesamt 83 Chironomidenarten. Davon waren 13 % Tanypodinae. 46 % Orthocladiinae und 41 % Chironominae (30 % Chironomini und 11 % Tanytarsini). Auch hier lag somit der Prozentsatz an Chironominae-Arten außerordentlich hoch, obgleich Scott (1958: 296) ausführt: „So it appears, as is the case in Europe, that the Orthocladiinae are the dominant group in the upper, colder part of the river, while the Chironominae are relatively fewer there, increasing in numbers in the lower part of the river as the water becomes warmer. The Tanypodinae, which are predators, are more evenly scattered, and the Corynoneurinae show much the same pattern as the Orthoclads." Diamesini-Arten wurden ebenfalls nicht nachgewiesen.

## 6.0 Autökologie und Phänologie der Chironomidenarten des Kalengo

### 6.1 Gesamtemergenz „Chironomidae" des Kalengo

Die Verteilung der Chironomidenarten auf die einzelnen Unterfamilien bzw. Tribus wurde bereits im Kapitel 5.4 behandelt. Eine Aufstellung der absoluten und prozentualen Arten- und Individuenzahlen ist dort ebenfalls zu finden. Bei der absoluten Individuenzahl von 35 126 sei noch einmal darauf hingewiesen, daß diese durch jeweils 16 Tagesfänge pro Monat von April 1972 bis einschließlich März 1973 ermittelt wurde. Dieser Wert kann somit schätzungsweise verdoppelt werden, um die tatsächliche Gesamtsumme der Individuenzahlen zu erhalten.

Die folgenden Tabellen IV bis VIII geben die jeweilige Monats-Emergenz (jeweils 16 Tagesfänge pro Monat) der einzelnen Arten an.

Tabelle IV

Unterfamilie Tanypodinae

| | | Apr. 1972 | Mai | Juni | Juli | Aug. | Sept. | Okt. | Nov. | Dez. | Jan. 1973 | Feb. | März | Summe | Ges. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cantopelopia robacki* | ♂ | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Conchapelopia zairensis* | ♂ | 6 | 8 | 1 | 1 | 2 | 6 | 2 | 5 | 8 | 5 | 7 | 4 | 55 | 86 |
| | ♀ | 1 | 5 | 2 | — | 1 | 5 | 4 | — | 5 | 1 | 4 | 3 | 31 | |
| *Larsia africana* | ♂ | — | — | 2 | 1 | — | 2 | 4 | 3 | 2 | 2 | 4 | 2 | 22 | 31 |
| | ♀ | 1 | — | — | 1 | — | — | — | 2 | 4 | 1 | — | — | 9 | |
| *Nilotanypus comatus* | ♂ | 3 | 7 | 10 | 2 | 34 | 30 | 31 | 19 | 13 | 3 | 10 | 17 | 179 | 179 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Paramerina* sp. 1 | ♂ | — | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | 3 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| Artenzahl | | 3 | 4 | 4 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 5 | |
| Individuenzahl | | 11 | 23 | 16 | 5 | 37 | 43 | 41 | 29 | 32 | 12 | 25 | 26 | | 300 |

Tabelle V

Unterfamilie Orthocladiinae — Tribus Orthocladiini

| | | Apr. 1972 | Mai | Juni | Juli | Aug. | Sept. | Okt. | Nov. | Dez. | Jan. 1973 | Feb. | März | Summe | Ges. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cricotopus (C.) albitibia* | ♂ | 111 | 72 | 26 | 41 | 26 | 4 | — | 3 | 3 | 12 | 16 | 5 | 319 | 567 |
| | ♀ | 74 | 64 | 23 | 21 | 16 | 4 | 2 | 1 | 2 | 15 | 20 | 6 | 248 | |
| *Cricotopus (C.) flavozonatus* | ♂ | 73 | 9 | 11 | — | 1 | 1 | — | 1 | — | — | — | — | 96 | 168 |
| | ♀ | 64 | 4 | 3 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 72 | |
| *Cricotopus (C.) harrisoni* | ♂ | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 1 | 3 | 7 | 8 | 6 | 27 | 39 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6 | 6 | — | 12 | |
| *Cricotopus (Isocladius) kisantuensis* | ♂ | 1 | — | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | 2 | 2 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Eukiefferiella calvescens* | ♂ | 5 | 2 | 8 | 4 | 7 | 6 | 5 | 8 | 4 | 4 | 1 | 2 | 56 | 56 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Eukiefferiella hessi* | ♂ | 18 | 31 | 4 | 3 | — | 5 | — | 2 | 1 | 8 | 1 | — | 73 | 82 |
| | ♀ | — | 6 | — | — | — | 3 | — | — | — | — | — | — | 9 | |
| *Eukiefferiella kivuensis* | ♂ | 45 | 7 | 9 | — | 1 | 1 | 3 | 1 | — | 1 | — | 1 | 69 | 118 |
| | ♀ | 45 | 1 | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 49 | |
| *Nanocladius (N.) jannae* | ♂ | 161 | 128 | 167 | 407 | 499 | 491 | 396 | 358 | 222 | 173 | 208 | 339 | 3549 | 3554 |
| | ♀ | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 5 | |
| *Nanocladius (N.) ortsi* | ♂ | 17 | 16 | 15 | 8 | 17 | 18 | 33 | 36 | 18 | 19 | 12 | 16 | 225 | 227 |
| | ♀ | 1 | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — | — | 2 | |
| *Parakiefferiella ephippium* | ♂ | 114 | 17 | 7 | 5 | 43 | 49 | 92 | 72 | 72 | 52 | 57 | 57 | 637 | 1342 |
| | ♀ | 94 | 10 | 15 | 4 | 72 | 50 | 130 | 82 | 67 | 50 | 71 | 60 | 705 | |
| *Paratrichocladius micans* | ♂ | 161 | 128 | 34 | 36 | 56 | 38 | 42 | 64 | 93 | 110 | 126 | 58 | 946 | 1670 |
| | ♀ | 159 | — | 38 | 21 | 55 | 41 | 40 | 35 | 49 | 109 | 119 | 58 | 724 | |
| *Paratrichocladius pierretti* | ♂ | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Rheocricotopus capensis* | ♂ | 1 | 2 | 1 | 2 | — | 1 | 3 | — | 1 | 3 | 3 | 1 | 18 | 18 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| Artenzahl | | 11 | 10 | 10 | 10 | 8 | 12 | 9 | 10 | 9 | 10 | 9 | 9 | 13 | |
| Individuenzahl | | 1149 | 497 | 364 | 554 | 793 | 714 | 747 | 664 | 536 | 569 | 648 | 609 | | 7844 |

Tabelle VI

Unterfamilie Orthocladiinae — Tribus Metriocnemini

| | | Apr. 1972 | Mai | Juni | Juli | Aug. | Sept. | Okt. | Nov. | Dez. | Jan. 1973 | Feb. | März | Summe | Ges. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Bryophaenocladius brincki* | ♂ | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | 1 | 1 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Bryophaenocladius kalengoensis* | ♂ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 1 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Corynoneura dewulfi* | ♂ | 18 | 14 | 4 | 2 | 32 | 43 | 100 | 59 | 53 | 32 | 13 | 20 | 390 | 394 |
| | ♀ | 2 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4 | |
| *Limnophyes natalensis* | ♂ | 37 | 11 | 8 | 6 | 6 | 2 | 4 | 10 | 13 | 6 | 12 | 10 | 125 | 125 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Mesosmittia subnigra* | ♂ | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 2 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Parametriocnemus scotti* | ♂ | 11 | 24 | 29 | 11 | 30 | 17 | 39 | 35 | 13 | 21 | 10 | 9 | 249 | 363 |
| | ♀ | — | 6 | 10 | 3 | 18 | 5 | 24 | 32 | 5 | 11 | — | — | 114 | |
| *Pseudorthocladius bernadetti* | ♂ | — | — | 2 | 9 | 3 | 4 | 3 | — | — | 5 | 9 | 5 | 40 | 41 |
| | ♀ | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | |
| *Pseudosmittia subtrilobata* | ♂ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | — | 2 | 2 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Pseudosmittia topei* | ♂ | — | 2 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | 1 | — | — | 5 | 5 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| *Thienemanniella fuga* | ♂ | 33 | 20 | 19 | 1 | 6 | 12 | 16 | 15 | 8 | 6 | 8 | 5 | 149 | 185 |
| | ♀ | 31 | 3 | — | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | 36 | |
| *Thienemanniella safi* | ♀ | 41 | 27 | 12 | 2 | 34 | 11 | 4 | — | 1 | — | — | 3 | 135 | 138 |
| | ♂ | 1 | — | — | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | |
| Artenzahl | | 6 | 7 | 7 | 7 | 6 | 6 | 7 | 4 | 5 | 7 | 6 | 7 | 11 | |
| Individuenzahl | | 175 | 110 | 85 | 40 | 129 | 94 | 191 | 151 | 93 | 83 | 53 | 53 | | 1 257 |

Tabelle VII

Unterfamilie Chironominae — Tribus Chironomini

| | | April 1972 | Mai | Juni | Juli | Aug. | Sept. | Okt. | Nov. | Dez. | Jan. 1973 | Feb. | März | Summe | Ges. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cryptochironomus incertus* | ♂ | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 2 | — | — | 3 | 3 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Demicryptochironomus zairensis* | ♂ | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 1 | 3 | 3 | 3 | 4 | 1 | 2 | 30 | 55 |
| | ♀ | — | 6 | 3 | — | 6 | 1 | 3 | — | 1 | 1 | 3 | 1 | 25 | |
| *Microtendipes kahuziensis* | ♂ | — | 2 | 4 | — | 5 | 2 | 9 | 7 | 10 | 9 | 3 | 4 | 55 | 118 |
| | ♀ | — | 4 | 8 | 1 | 4 | 3 | 7 | 11 | 6 | 11 | 4 | 4 | 63 | |
| *Microtendipes numerosus* | ♂ | 382 | 702 | 736 | 616 | 1115 | 1044 | 1101 | 1050 | 697 | 613 | 622 | 583 | 9 261 | 17 191 |
| | ♀ | 283 | 523 | 695 | 528 | 917 | 995 | 1091 | 856 | 574 | 501 | 480 | 487 | 7 930 | |
| *Polypedilum aethiopis* | ♂ | 10 | 11 | 5 | — | — | — | — | 1 | — | — | — | — | 27 | 27 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Polypedilum brunneicornis* | ♂ | 89 | 21 | 11 | 12 | 24 | 35 | 39 | 39 | 82 | 72 | 5 | 14 | 443 | 855 |
| | ♀ | 52 | 27 | 22 | 12 | 27 | 32 | 37 | 32 | 62 | 84 | 11 | 14 | 412 | |
| *Polypedilum kibatiense* | ♂ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| *Polypedilum majiis* | ♂ | 100 | 160 | 143 | 50 | 58 | 26 | 16 | 67 | 59 | 43 | 36 | 43 | 801 | 1 071 |
| | ♀ | 34 | 46 | 50 | 7 | 18 | 16 | 12 | 37 | 15 | 16 | 8 | 11 | 270 | |
| *Polypedilum melanophilus* | ♂ | 17 | 34 | 18 | 3 | 7 | 11 | 10 | 7 | 5 | 23 | 9 | 4 | 148 | 211 |
| | ♀ | 14 | 12 | 9 | 1 | 2 | 4 | 3 | 2 | 2 | 6 | 3 | 5 | 63 | |
| *Stenochironomus spatuliger* | ♂ | — | — | 4 | — | 2 | 1 | — | 3 | 1 | — | 2 | — | 13 | 14 |
| | ♀ | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — | — | — | 1 | |
| Artenzahl | | 6 | 7 | 8 | 6 | 7 | 7 | 6 | 8 | 8 | 7 | 7 | 6 | 9 | |
| Individuenzahl | | 983 | 1550 | 1710 | 1232 | 2190 | 2171 | 2331 | 2116 | 1518 | 1385 | 1187 | 1172 | | 19 545 |

Tabelle VIII

Unterfamilie Chironominae — Tribus Tanytarsini

| | | Juni 1972 | Juli | Aug. | Sept. | Okt. | Nov. | Dez. | Jan. | Feb. | März 1973 | April | Mai | Summe | Ges. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Rheotanytarsus montanus* | ♂ | 5 | 33 | 90 | 28 | 67 | 66 | 67 | 67 | 14 | 13 | 10 | 2 | 462 | 530 |
| | ♀ | 3 | 9 | 36 | — | — | 1 | — | 9 | 5 | 5 | — | — | 68 | |
| *Rheotanytarsus ororus* | ♂ | 1 | — | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 4 | 5 |
| | ♀ | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | |
| *Rheotanytarsus samaki* | ♂ | — | 5 | 9 | 3 | 15 | 12 | 16 | 8 | 7 | 3 | 8 | 3 | 89 | 91 |
| | ♀ | — | — | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | |
| *Cladotanytarsus irsaci* | ♂ ♀ | | | | | | | | | | | | | | |
| *Tanytarsus bukavus* | ♂ ♀ | 587 | 928 | 779 | 104 | 605 | 439 | 511 | 513 | 291 | 302 | 262 | 225 | 5 546 | 5 546 |
| *Tanytarsus congolensis* | ♂ ♀ | | | | | | | | | | | | | | |
| *Tanytarsus luctuosus* | ♂ | 4 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6 | 8 |
| | ♀ | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | |
| Artenzahl | | 6 | 6 | 7 | 6 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 7 | |
| Individuenzahl | | 602 | 976 | 920 | 136 | 687 | 518 | 594 | 597 | 317 | 323 | 280 | 230 | | 6 180 |

6.2 Dominante, für die Vergesellschaftung der Chironomidenfauna des Kalengo besonders relevante Gattungen und Arten

In Tabelle IX sind die sowohl in bezug auf Individuenanzahl als auch zum großen Teil in Hinblick auf das Trockengewicht dominierenden Gattungen bzw. Arten aufgeführt.

Diese acht Gattungen mit zwölf Arten unterschiedlicher Abundanz bestimmen die Chironomidenbiozönose im Emergenzhaus Kalengo. Die zwölf dominierenden Arten vereinigen 92,0 % der Gesamtindividuenzahl. Hierbei stellen die drei Arten *Microtendipes numerosus*, *Nanocladius jannae* und *Paratrichocladius micans* die größten Anteile an der Gesamtemergenz. *M. numerosus* ist mit 48,9 % die weitaus häufigste Art (Abb. 245). Da diese Spezies außerdem ein relativ großes Tier ist, hat sie auch in bezug auf die Biomasse die eindeutig beherrschende Stellung innerhalb der Chironomidenfauna des Kalengo. Es folgen die Arten *Nanocladius jannae* mit 10,1 % und *Paratrichocladius micans* mit etwa 4,8 %; wobei letztere Art durch ihre größere Körpergröße den etwa gleichen Beitrag zur Biomasse leisten dürfte.

Somit wird die Chironomidenbiozönose im Kalengo weitgehend von den Chironominae und zwar hauptsächlich von *Microtendipes numerosus* bestimmt. *M. numerosus* spielt im Kalengo weitgehend die gleiche Rolle wie *Micropsectra praecox*-Komplex sp. I im Rohrwiesenbach (Ringe 1974: 259). *M. numerosus* ist im Gegensatz zu *M. praecox*-Komplex sp. I jedoch vorwiegend ein Steinbesiedler. Auch im Kalengo sind die Tanytarsini sehr individuenreich vertreten (*Rheotanytarsus montanus*, „*Cladotanytarsus* — *Tanytarsus*"-Komplex mit vier Arten). Alle diese Arten sind jedoch von sehr geringer Körpergröße, so daß ihre qualitative wie auch quantitative Auswertung mit einer besonders großen Fehlerquote behaftet sein dürfte (vgl. Kapitel 4.2).

Böttger (1975: 18—19) ermittelte, daß bei der Chironomidenemergenz im Kalengo eventuell eine individuenreichere 1. (April—November 1972) und eine individuenärmere 2. Entwicklungsphase (Dezember 1972 bis Juli 1973) vorliegt. Siehe hierzu die nachstehende Abbildung 246 aus Böttger 1975.

Emergenzschwankungen sind auch aus europäischen Gewässern bekannt (vgl. Ringe 1974 und Siebert 1976 sowie Illies 1973). Da ab Mitte Dezember 1972 die kontinuierliche Überwachung der täglichen Emergenzgewinnung durch einen Wissenschaftler nicht mehr gegeben war, liegt hier allerdings der Verdacht nahe, daß die Verminderung der Chironomidenemergenz ab 1973 eventuell durch einen methodischen Fehler verursacht wurde. Aus diesen Gründen habe ich darauf verzichtet, die Chironomidenemergenz von April bis Juli des Jahres 1973 quantitativ auszuwerten.

Die von mir ermittelte Gesamtchironomidenemergenz ist in nachstehender Abbildung 247 dargestellt (jeweils 16 Tagesfänge pro Monat von April 1972 bis März 1973).

Prinzipiell stimmt diese Abbildung erwartungsgemäß mit der Abbildung 246 über die tägliche Schlüpfungsrate aus Böttger (1975) überein.

Es ist grundsätzlich festzustellen, daß alle häufigeren und auch nahezu alle selteneren Chironomidenarten das ganze Jahr über schlüpfen. Zu gleichen Ergebnissen kommt auch Statzner bei der Trichopteren-Emergenz. Statzner (1976: 133) führt dann zusammenfassend weiter aus: „Dabei treten zyklische Schwankungen in der Intensität auf. Diese zyklischen Schwankungen sind eine Folge der höheren Reproduktionsrate bei höherer Imaginalabundanz. Hohe Imagineszahlen erbringen nach

Tabelle IX

Dominante Gattungen und Arten im Kalengo (jeweils 16 Tagesfänge pro Monat von April 1972 — März 1973)

| Art | Individuenzahl | % | Habitat |
|---|---|---|---|
| *Microtendipes* | | | |
| 2 Arten, dom.: | 17 309 | 49,3 | Steine; schnell |
| *M. numerosus* | 17 191 | 48,9 | strömendes Wasser |
| „*Cladotanytarsus* — | | | |
| *Tanytarsus*"-Komplex | | | Meist sandig-kiesiges Substrat; |
| 4 Arten | 5 554 | 15,8 | weitgehend lenitische Bereiche |
| *Nanocladius* | | | |
| 2 Arten, dom.: | 3 781 | 10,8 | |
| *N. jannae* | 3 554 | 10,1 | Steine; schnell strömendes Wasser |
| *Paratrichocladius* | | | |
| 2 Arten, dom.: | 1 671 | 4,8 | |
| *P. micans* | 1 670 | 4,8 | Steine; schnell und langsam strömendes Wasser |
| *Polypedilum* | | | |
| 5 Arten, dom.: | 2 164 | 6,2 | |
| *P. majiis* | 1 071 | 3,0 | Sandiges bis leicht schlammiges Substrat, |
| *P. brunneicornis* | 855 | 2,4 | versetzt mit allochthonem, org. Material |
| *Parakiefferiella* | | | |
| 1 Art, dom.: | | | |
| *P. ephippium* | 1 342 | 3,8 | Steine; schnell strömendes Wasser |
| *Cricotopus* | | | |
| 4 Arten, dom.: | 776 | 2,2 | Meist Steine; schnell strömendes Wasser. |
| *C. albitibia* | 576 | 1,6 | Bisweilen Sandbänke |
| *Rheotanytarsus* | | | |
| 3 Arten, dom.: | 626 | 1,8 | Steine, grober Schotter; |
| *Rh. montanus* | 530 | 1,5 | schnell strömendes Wasser |
| Summe der 8 dom. Gattungen | 33 223 | 94,6 | |
| Summe der 12 dom. Arten | 32 343 | 92,0 | |
| Total (46 Arten) | 35 126 | 100,0 | |

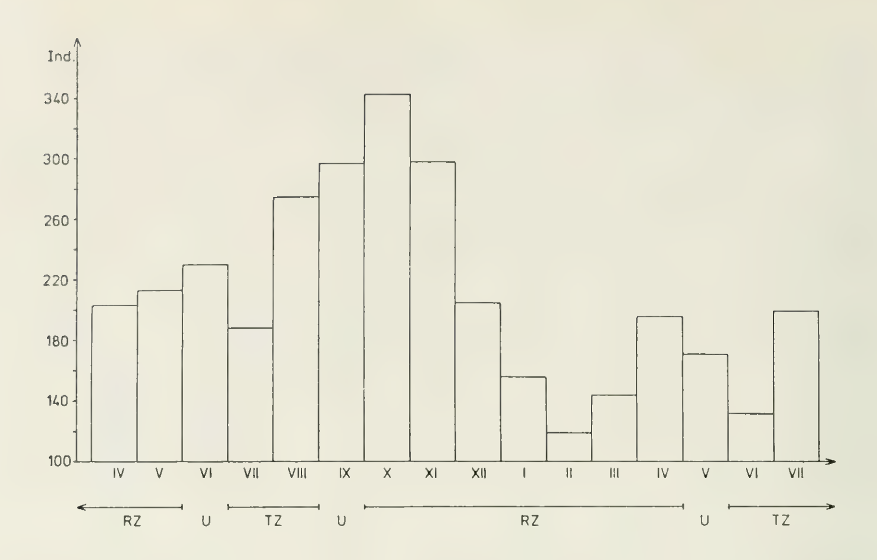



Abb. 246 Zahl der täglich schlüpfenden Chironomiden (Mittelwerte von je 10 Tagesfängen der Monate April 1972 — Juli 1973). Unterhalb der Monate (Abszisse) ist der Wechsel der Jahreszeiten angegeben. Aus BÖTTGER 1975.

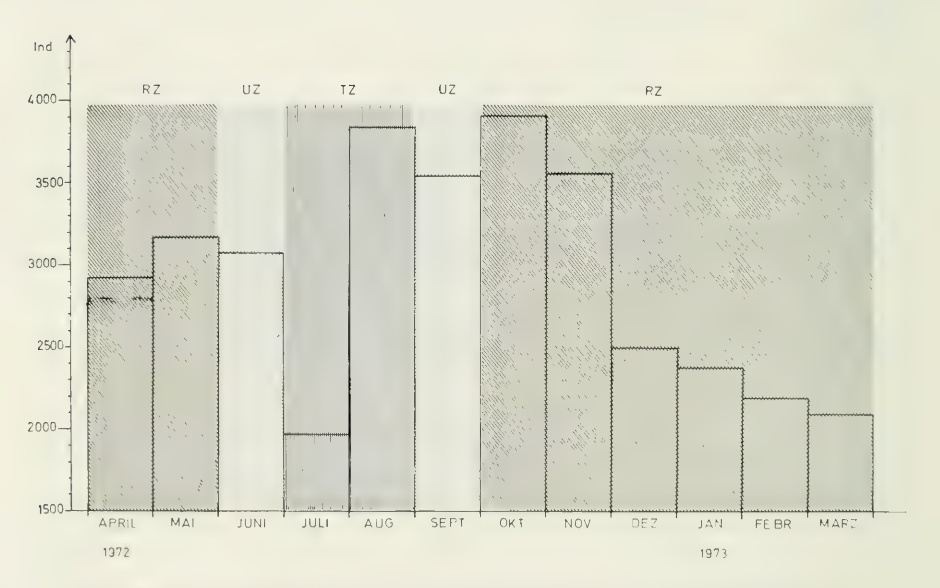



Abb. 247 Halbmonatliche Chironomiden-Emergenz von April 1972 bis März 1973

Ablauf der Metamorphose ihrer Nachkommen wiederum hohe Emergenzwerte. Somit ist der Zeitraum zwischen den Emergenzmaxima identisch mit der Generationsdauer."

Diese letzte Schlußfolgerung überzeugt jedoch nicht ganz, zumal die Mehrzahl der Trichopterenarten nur maximal 160 Individuen pro Monat erreichten. Bei einigen Arten lag die entsprechende Zahl noch weit unter diesem Wert. Lediglich *Catoxyethira improcera* Statz. wies im August 1972 als Maximum eine Emergenzrate von schätzungsweise 800 Individuen auf, während die Werte der weiteren Monate jeweils zwischen 400 und 500 Tieren lagen.

Obgleich die monatlichen Emergenzraten bei den sechs hier diskutierten Chironomidenarten zum Teil sehr viel höher liegen und damit aussagekräftiger sind, gilt dennoch auch hier der Einwand gegen eine zu rasche Interpretation der Emergenzschwankungen als Abfolge eindeutig von einander getrennter Generationen. Da — wie bereits erwähnt — nahezu alle Chironomidenarten (wie auch Trichopterenarten) das ganze Jahr über auftraten, sollten die sowieso statistisch nur unbefriedigend abgesicherten Emergenzmaxima einzelner Arten vorerst als verstärkte Schlüpfphasen gedeutet werden. Vermutlich gehört die Mehrzahl der Arten zu dem Typ mit nichtfixierter Generationsfolge, bei dem sich sämtliche Entwicklungsstadien weitgehend gleichzeitig nebeneinander befinden. Durch gewisse Umweltfaktoren kommt es dann bei einigen dieser polyvoltinen Arten zu einer quantitativ verstärkten Entwicklung, die leicht fälschlicherweise als eine echte Generationsfolge gedeutet werden kann. Um diese Frage jedoch eindeutig abklären zu können, reichen die am Kalengo vorgenommenen Untersuchungen in keiner Weise aus.

### 6.3 Die Phänologie der häufigsten Chironomidenarten des Kalengo

Eine Auswertung der Emergenz für die Phänologie der Chironomidenarten aus einem tropischen Fließgewässer, das auch in der Regenzeit nur minimale Wasserstands- und Temperaturschwankungen aufweist, ist erwartungsgemäß schwierig, zumal wenn sich die Untersuchungen nur über zwölf Monate erstrecken.

Die Darstellung der Gesamtemergenz (Abb. 247) zeigt bereits, daß nur schwer ein kausaler Zusammenhang zwischen Regen- und Trockenzeit einerseits und Zu- bzw. Abnahme der Gesamtemergenz anderseits zu erkennen ist. Zwar liegt die Gesamtemergenz im Juli, als im Jahre 1972 die geringsten Niederschlagsmengen gemessen wurden, ebenfalls am niedrigsten. Doch bereits im August steigt die Gesamtemergenz rapide an, obgleich die Trockenzeit noch nicht beendet war. Erst Mitte September war wieder eine deutliche Zunahme der Niederschlagsmenge zu verzeichnen.

Die hohe Gesamtemergenz im August 1972 ist allerdings hauptsächlich auf die beiden häufigsten Arten *Microtendipes numerosus* und *Nanocladius jannae* zurückzuführen (Abb. 248). Beide Arten wiesen 1972 einen deutlichen Anstieg der Schlüpfaktivität am Ende der Trockenzeit auf, der gegen Mitte der Regenzeitperiode dann wieder zurückging. In Abb. 248 wurden bei *M. numerosus* nur die Männchen berücksichtigt, da eine gemeinsame Darstellung aller drei Arten in einer Abbildung sonst auf darstellerisch bedingte Schwierigkeiten gestoßen wäre.

Da die Monatsemergenzen der Weibchen nur gering (unter 10 %) unter denen der Männchen lagen, wird das Gesamtbild nicht verfälscht. Von *N. jannae* konnten nur sehr wenige weibliche Tiere gefangen werden, die hier nicht mitberücksichtigt werden brauchten.

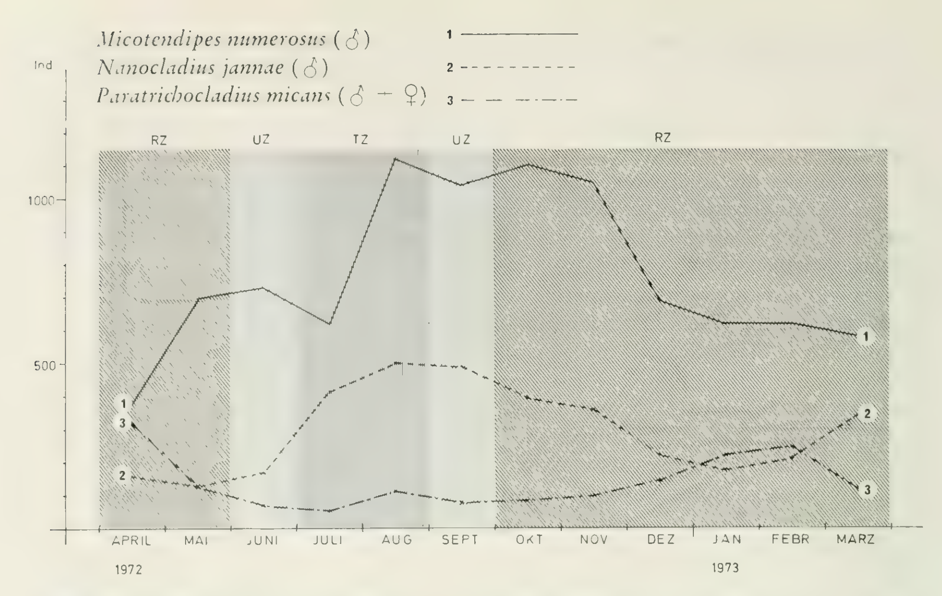



Abb. 248 Halbmonatliche Emergenzraten von *M. numerosus*, *N. jannae* und *P. micans*

Die drei ebenfalls häufigen Arten *Polypedilum majiis*, *P. brunneicornis* und *P. melanophilus* weisen dagegen ein verstärktes Schlüpfen weitgehend in der Regenperiode auf (Abb. 249).

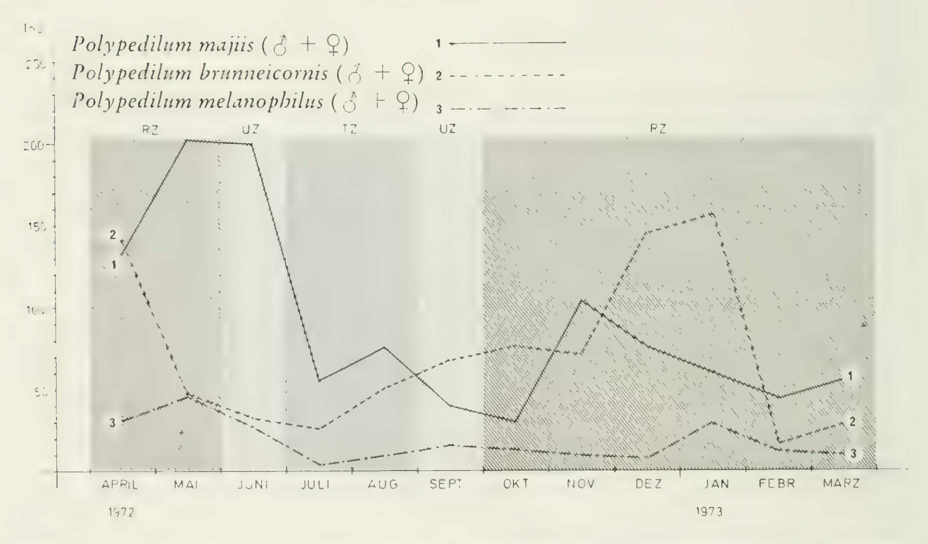



Abb. 249 Halbmonatliche Emergenzraten von *P. majiis*, *P. brunneicornis* und *P. melanophilus*

Bei *Microtendipes numerosus* und *Nanocladius jannae* handelt es sich um Arten, deren Larven nur auf Steinen in Bereichen stärkster Wasserströmung angetroffen wurden. Da der Wasserstand im Kalengo das ganze Jahr über nur minimal schwankt und über den Steinen in weiten Bereichen nur wenige Zentimeter beträgt, ist es denkbar, daß die Puppen dieser Arten durch die heftigen, wolkenbruchartigen Gewitterregen in der Regenzeit leicht beschädigt bzw. regelrecht vom Substrat abgeschlagen werden. Eventuell haben diese beiden Species deshalb ihre Hauptschlüpfphasen in die trockenen Perioden verlegt.

Die Larven von *Paratrichocladius micans* fand ich zwar ebenfalls hauptsächlich auf Steinen in starker Wasserströmung; Scott (1958) wies die Larven jedoch vorwiegend auf Steinen in Bereichen sehr geringer Strömung nach. Diese Art ist offenbar weitgehend europhil. Somit zeigt sie eine entsprechend über das gesamte Jahr hin recht gleichförmige Schlüpfrate (Abb. 248).

Die Larven von *Polypedilum majiis, P. brunneicornis* und *P. melanophilus* leben auf und zwischen dem allochthonen Pflanzenstreumaterial der ruhigeren, seichten Uferbereiche. Vermutlich werden solche Bachzonen auch durch sehr heftige Regenfälle weniger berührt, zumal der Wasserstand des Kalengo auch nach Regengüssen kaum ansteigt und diese Bachbereiche durch Büsche und Bäume des Ufers meist noch besonders geschützt sind. Da zusätzlich durch die wolkenbruchartigen Gewitterregen, die fast stets mit starken Windböen einhergehen, mehr Pflanzenmaterial unmittelbar von den Bäumen und Büschen der Ufer in den Bach gelangt, wird durch dieses reichhaltige Nahrungsangebot eine verstärkte Entwicklung der Larven dieser Arten gefördert.

Statzner (1976) mißt ebenfalls den Faktoren Wasserstands- und Temperaturschwankungen keine Bedeutung für die Trichopteren-Phänologie bei. Der Autor versucht, einen Wechsel der Lichtintensität als Erklärung für die Emergenzschwankungen heranzuziehen.

Es wird ausgeführt, daß in der Trockenzeit der Himmel über lange Zeiträume dunstig trübe sei und somit die Maxima der Lichtintensität vermutlich niedriger als in der Regenzeit lägen, obgleich die über den ganzen Tag einstrahlende Energiemenge in der Trockenzeit höher als in der stärker bewölkten Regenzeit sein dürfte.

Ohne Zweifel spielen die Beleuchtungsstärke sowie auch die Beleuchtungsdauer in den gemäßigten Zonen, insbesondere in den nördlichen Gebieten der Holarktis, eine wichtige Rolle bei der Steuerung der Schlüpfvorgänge vieler aquatischer Insekten. Untersuchungen hierüber liegen bereits vor. Doch ich halte die Lichtintensität in Nähe des Äquators (2,5 ° südlicher Breite) für einen der unwahrscheinlichsten Faktoren, die für die Steuerung der Schlüpfvorgänge über einen weiteren Zeitraum hin ausschlaggebend sein könnten.

Die maximale Änderung der Tageslänge beträgt im Untersuchungsgebiet nur 16 Minuten. Die jahreszeitlichen Schwankungen der mittleren Monatslufttemperaturen liegen bei maximal 0,9 ° C.

Statzner (1976: 126—127) führt in diesem Zusammenhang aus, daß die Species *Cheumatopsyche explicanda* (sowie einige weitere Trichopterenarten), die fast die Hälfte der Biomasse der geschlüpften Kalengo-Trichopteren stellte, während der Trockenzeit einem Staudruck ausgesetzt sei, dem mit dem Wechsel der Lichtintensität zu Beginn der Regenzeit der hemmende Block genommen würde; erst dann könne die Art in hohen Individuenzahlen auftreten.

Diese Interpretation läßt sich allerdings nicht eindeutig mit den vom Autor hier-

zu gegebenen graphischen Darstellungen über Individuenzahl und Biomasse pro Monat belegen. Das Schlüpfmaximum dieser Art lag 1972 zwar in der letzten Übergangsphase nach der Trockenzeit, also Ende August/Anfang September, während 1973 das Schlüpfmaximum jedoch bereits in der ersten Übergangsphase, also noch vor Beginn der eigentlichen Trockenzeit, auftrat. Eventuell besteht vielmehr ein gewisser Zusammenhang zwischen den Schlüpfmaxima dieser weitgehend omnivoren Trichopterenart und denen der beiden häufigsten, hier bereits diskutierten Chironomidenarten *M. numerosus* und *N. jannae*. Doch kann dies vorerst nur reine Spekulation bleiben, da zur Klärung der komplexen Räuber-Beutetierbeziehungen Untersuchungen über sehr viel längere Zeiträume vorliegen müssen.

Es ist auch bei den häufigsten Chironomidenarten sehr schwierig zu entscheiden, ob echte Generationsfolgen oder lediglich verstärkte Schlüpfphasen vorliegen, da nur über eine Zeitspanne von zwölf Monaten untersucht werden konnte. Exakte Untersuchungen der Larvenstadien würden hierüber außerdem gesichertere Aussagen erlauben als nur die Auswertung von Imagines.

### 6.4 Geschlechterverhältnisse

Ringe (1974: 272) stellte fest, daß im Jahre 1970 bei der Mehrzahl der Chironomidenarten vom Breiten- und Rohrwiesenbach die Weibchen mit 55—70 % überwiegen. Nur bei einigen wenigen Species waren die Männchen etwas häufiger.

Siebert (1976: 45) führt ein Jahr später über die Breitenbach-Emergenz aus, daß relativ viele Arten nahe an das ideale Verhältnis von 50 % ♂♂ herankommen und daß somit der überwiegende Teil aller Arten eine relativ ausgeglichene Relation der Geschlechter aufweist.

So liegen aus dem Breitenbach recht unterschiedliche Ergebnisse über die Sex-Ratio vor.

Bei der Auswertung der Kalengo-Emergenz zeigte sich, daß bei den häufigsten Arten eine Sex-Ratio von annähernd 1:1 auftrat. Die ♂/♀-Relation betrug somit bei *Microtendipes numerosus* 54:46 %, bei *Paratrichocladius micans* 57:43 %, bei *Parakiefferiella ephippium* 47:53 % und bei *Polypedilum brunneicornis* 52:48 %. Bei den oben aufgeführten häufigsten Arten lag die Differenz ♂:♀ somit meist unter 10 %.

Diese Differenz lag jedoch bei einigen weiteren, ebenfalls recht individuenreich auftretenden Species wie *Polypedilum majiis* und *Polypedilum melanophilus* zwischen 40 und 50 % zugunsten der Männchen.

Bei *Cricotopus albitibia* betrug das ♂/♀-Verhältnis 56:44 %, bei *Cricotopus flavozonatus* 57:43 %.

Eine sehr extreme Relation ♂:♀ von 89:11 % wurde bei *Eukiefferiella hessi* festgestellt.

Insgesamt waren in der Chironomiden-Emergenz „Kalengo" mehr männliche als weibliche Tiere vertreten. In der Breiten- und Rohrwiesenbach-Emergenz 1970 betrug das ♂/♀-Verhältnis dagegen 41:59 % bzw. 43:57 %. Allerdings war diese Relation — wie bereits erwähnt — im Breitenbach ein Jahr später nicht mehr so eindeutig zugunsten der Weibchen verschoben.

Überzeugende Gründe für die zum Teil so unterschiedlichen Geschlechterverhältnisse bei den Gesamtemergenzen wie auch bei einzelnen Arten können jedoch zur Zeit noch nicht angegeben werden, wie auch die Ausführungen von Ringe (1974)

und SIEBERT (1976) zeigen. Ich halte jedoch bei vielen Arten unterschiedliche Verhaltensweisen und sexualdifferente Sterblichkeitsquoten der beiden Geschlechter für die wichtigsten Ursachen. Diese Faktoren wirken sich eventuell durch die unnatürliche Emergenzhausatmosphäre zusätzlich verstärkt aus. Doch liegen hierüber noch keine exakten Untersuchungen vor.

## 7.0 Die Rolle der Chironomiden unter produktionsbiologischen Aspekten

### 7.1 Zusammensetzung der gesamten Emergenz „Kalengo"

Zur detaillierten Information zur Gesamtemergenz sei auf die Arbeit von BÖTTGER 1975 verwiesen. Die spezielle Köcherfliegen-Emergenz ist von STATZNER 1976 bearbeitet worden.

Es wurden sechs Ordnungen in den Kalengo-Fängen festgestellt: Ephemeroptera, Plecoptera, Odonata, Trichoptera, Coleoptera und Diptera. Die Ephemeroptera, die Trichoptera und die Diptera mit der Familie Chironomidae dominierten eindeutig. Vgl. die Tabelle X (aus BÖTTGER 1975: 9).

Zu Angaben zur Gesamtbiomasse sei ebenfalls wieder auf BÖTTGER verwiesen. BÖTTGER ermittelte für den untersuchten Kalengo-Bereich pro Quadratmeter und Jahr eine Produktion von 3955 mg. Dieser Wert entspricht nach dem gleichen Autor einem Kalorienwert von 21,309 Kcal/qm/Jahr (89,07 KJ/qm/Jahr).

Die Bioproduktion, hier dargestellt als Trockengewicht der Emergenz, unterscheidet sich im Kalengo nur unwesentlich von derjenigen im Breitenbach, wie die folgende Zusammenstellung nach BÖTTGER (1975: 29) zeigt:

| Bach | Trockengewicht (g/qm/Jahr) | Kaloriengehalt (Kcal bzw. KJ/qm/Jahr) |
|---|---|---|
| Kalengo (IV. 1972 — III. 1973) | 3,95 | 21,30 ( 89,03) |
| Breitenbach 1969 | 3,74 | 18,15 ( 75,87) |
| Breitenbach 1970 | 4,39 | 23,65 ( 98,86) |
| Rohrwiesenbach 1970 | 4,53 | 24,40 (101,99) |

### 7.2 Biomasse Chironomidae im Vergleich zur Biomasse der anderen Insektengruppen des Kalengo

Da die Chironomidae in hoher Individuenzahl auftraten, stellten sie somit trotz ihrer geringen Größe sehr hohe Anteile am Gesamttrockengewicht. Die Chironomidae standen meist an zweiter Stelle hinter den Ephemeroptera; im Juli übertrafen sie sogar mit 40 % des Gesamttrockengewichtes die Ephemeroptera (ca. 27 % des Gesamttrockengewichtes; vgl. auch Tabelle XI aus BÖTTGER 1975: 26).

Berücksichtigt man, daß bei der Ernte der Chironomidenemergenz in besonders starkem Maße Verluste auftreten, erscheint es durchaus berechtigt, zumindest annähernd gleiche Anteile an der realen Gesamtbiomasse bei den Chironomidae und Ephemeroptera zu postulieren.

| | Epheme-roptera | Plecoptera | Odonata | Coleoptera | | | Trichoptera | | Diptera | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Helodidae | Dryopidae | Hydrophi-lidae | Summe | davon Hydro-ptilidae | Tipulidae | Psychodidae | Ceratopo-gonidae | Simuliidae | Dixidae | Chironomidae |
| IV a | 300 | 6 | — | 13 | — | — | 38 | 13 | 5 | 10 | 4 | 18 | — | 194 |
| b | 225 | 5 | — | 20 | — | — | 70 | 53 | 1 | 16 | 1 | 20 | — | 898 |
| V a | 322 | 3 | — | 16 | — | — | 69 | 44 | 5 | 20 | 3 | 32 | — | 457 |
| b | 327 | 7 | — | 11 | — | — | 156 | 101 | 12 | 18 | 1 | 24 | — | 755 |
| VI a | 351 | 2 | — | 22 | — | — | 148 | 109 | 8 | 34 | — | 16 | 1 | 459 |
| b | 310 | 5 | 1 | 24 | — | — | 168 | 144 | 15 | 18 | 5 | 23 | 2 | 741 |
| VII a | 249 | 2 | — | 10 | — | — | 68 | 33 | 1 | 17 | — | 18 | — | 297 |
| b | 237 | 9 | — | 28 | — | — | 105 | 58 | 4 | 24 | 4 | 19 | — | 795 |
| VIII a | 226 | 2 | — | 17 | — | 2 | 107 | 58 | 10 | 23 | — | 29 | 18 | 497 |
| b | 369 | — | — | 11 | — | — | 136 | 107 | 6 | 12 | — | 19 | — | 1084 |
| IX a | 210 | 8 | — | 17 | — | — | 119 | 84 | 5 | 17 | 4 | 36 | 1 | 850 |
| b | 244 | 6 | — | 18 | — | — | 101 | 80 | 6 | 18 | 1 | 16 | 1 | 819 |
| X a | 244 | 4 | — | 10 | — | — | 81 | 54 | 2 | 19 | 3 | 10 | 2 | 801 |
| b | 340 | 6 | — | 13 | — | — | 92 | 68 | 4 | 38 | 2 | 11 | 9 | 1134 |
| XI a | 216 | 8 | — | 26 | — | — | 122 | 91 | 2 | 30 | 3 | 5 | 2 | 783 |
| b | 236 | 9 | — | 22 | 2 | — | 93 | 69 | — | 42 | 1 | 10 | 4 | 1098 |
| XII a | 175 | 6 | 1 | 13 | 1 | — | 120 | 98 | 11 | 47 | 2 | 5 | 4 | 728 |
| b | 283 | 6 | — | 7 | — | — | 70 | 45 | 7 | 54 | 1 | 3 | 5 | 600 |
| I a | 219 | 3 | — | 13 | — | — | 54 | 27 | 6 | 66 | — | 10 | 2 | 446 |
| b | 224 | 10 | — | 13 | 1 | — | 64 | 34 | 2 | 36 | 7 | 11 | 5 | 572 |
| II a | 123 | 8 | — | 11 | — | — | 45 | 27 | 11 | 19 | 5 | 11 | 2 | 353 |
| b | 209 | 5 | — | 3 | — | — | 91 | 65 | 17 | 44 | 5 | 12 | 3 | 441 |
| III a | 258 | 7 | — | 14 | — | — | 89 | 50 | 6 | 76 | 6 | 6 | 2 | 494 |
| b | 235 | 6 | — | 12 | — | — | 88 | 53 | 6 | 36 | 5 | 3 | 3 | 437 |
| IV a | 186 | 11 | — | 16 | — | — | 71 | 48 | 10 | 74 | 1 | 2 | 8 | 338 |
| b | 232 | 6 | 1 | 13 | — | — | 64 | 48 | 1 | 87 | 7 | 2 | 3 | 823 |
| V a | 217 | 10 | — | 11 | — | — | 59 | 32 | 2 | 53 | 1 | 11 | 5 | 640 |
| b | 193 | 11 | — | 10 | — | — | 93 | 68 | 4 | 71 | — | 2 | 1 | 529 |
| VI a | 145 | 4 | 1 | 8 | — | — | 73 | 30 | 1 | 58 | — | 1 | 1 | 483 |
| b | 94 | 12 | — | 3 | — | — | 70 | 28 | 4 | 65 | — | 8 | 4 | 327 |
| VII a | 99 | 5 | — | 14 | — | — | 39 | 11 | 2 | 39 | 2 | 11 | 5 | 686 |
| b | 178 | 9 | — | 9 | — | — | 51 | 23 | 8 | 39 | 3 | 16 | 8 | 712 |
| Summe | 7476 | 201 | 4 | 448 | 4 | 2 | 2814 | 1853 | 184 | 1220 | 77 | 420 | 101 | 20271 |
| % | 22,50 | 0,60 | 0,01 | 1,35 | 0,01 | — | 8,47 | — | 0,55 | 3,67 | 0,23 | 1,26 | 0,30 | 61,01 |

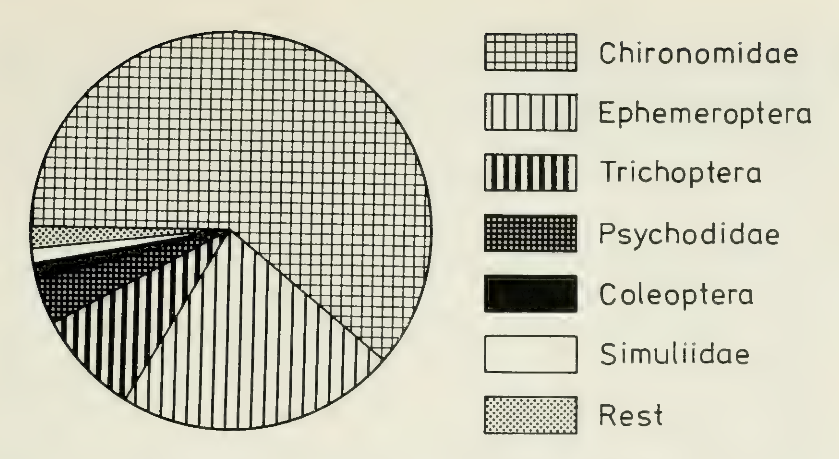



Abb. 250 Anteil der einzelnen Insektengruppen an der Gesamtindividuenzahl der Kalengo-Emergenz (April 1972 — Juli 1973). Aus Böttger 1975.

Böttger errechnete für das Gewicht pro Chironomiden-Individuum eine Variation von 0,08—0,13 mg.

Auch im Breiten- und Rohrwiesenbach dominieren die Chironomiden zahlenmäßig (Anzahl der Individuen) eindeutig. Außerdem stellen die Chironomiden auch hier den Hauptanteil an der Gesamtbiomasse. Ringe (1974: 276) kommt auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen am Breiten- und Rohrwiesenbach zu folgendem Schluß: „Unter dem Vorbehalt, daß weitere Untersuchungen zur Verifizierung nötig sind, möchte ich die folgende Vermutung aussprechen: Zumindest in fließenden Systemen mit ungehinderter Primärproduktion und ganzjähriger Allochthonzufuhr können die Chironomiden an Individuenzahl und Biomasse die dominierende Rolle einnehmen". Auch für den Breiten- und Rohrwiesenbach wurden die Anteile der Chironomiden an der Gesamtbiomasse zunächst sehr stark unterschätzt (Illies 1971 und 1972).

Es wurde bereits oben erwähnt, daß den Chironomiden im Kalengo auch in Hinblick auf die Biomasse vermutlich die dominierende Stellung zukommt.

## 7.3 Biomasse Kalengo-Chironomidae im Vergleich zur Biomasse Chironomidae aus mitteleuropäischen Fließgewässern

Grundsätzlich ist bei einem Vergleich der Chironomiden-Biomasse aus tropischen Gewässern und aus Gewässern der gemäßigten Zonen zunächst festzustellen, daß die Mehrzahl der tropischen bzw. subtropischen Chironomiden eine sehr geringe Körpergröße aufweist. Die Körpergröße der Individuen wird vermutlich zur Hauptsache durch die Wassertemperaturen beeinflußt. Auch aus Fließgewässern Europas ist bekannt, daß dort Arten mit drei Jahresflugzeiten im Sommer sehr viel kleinere Exemplare als im Frühjahr entwickeln (Ringe 1974: 274). Doch braucht in

---

Tabelle X Zusammensetzung der Emergenzfänge der Tage 1—3 (= a) und 15—17 (= b) der Monate April 1972 — Juli 1973. (Aus Böttger 1975.)

| | IV b | | VIII b | | IX a | | XI b | | II b | | III a | | III b | | IV a | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % |
| Gesamttrocken-gewicht | 395,80 | | 324,87 | | 381,30 | | 358,71 | | 240,67 | | 293,02 | | 238,98 | | 249,61 | |
| Ephemeroptera | 247,16 | 62,4 | 179,02 | 55,1 | 142,15 | 37,2 | 136,75 | 38,1 | 96,58 | 40,1 | 143,93 | 49,1 | 104,06 | 43,5 | 96,58 | 38,6 |
| Plecoptera | — | — | — | — | 90,65 | 23,7 | 47,55 | 13,2 | — | — | — | — | — | — | 65,03 | 26,0 |
| Trichoptera | — | — | 30,68 | 9,4 | — | — | 33,61 | 9,3 | — | — | 46,23 | 15,7 | 41,80 | 17,4 | 27,96 | 11,2 |
| Chironomidae | 74,15 | 18,7 | — | — | — | — | 130,73 | 36,4 | 54,36 | 22,5 | — | — | — | — | — | — |
| Rest | 74,48 | 18,8 | 115,16 | 35,4 | 148,50 | 38,9 | 10,06 | 2,8 | 89,71 | 37,2 | 102,85 | 35,0 | 93,12 | 38,9 | 60,02 | 24,0 |
| | | 99,9 | | 99,9 | | 99,8 | | 99,8 | | 99,8 | | 99,8 | | 99,8 | | 99,8 |

| | IV b | | V a | | V b | | VI a | | VI b | | VII a | | VII b | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % | mg | % |
| Gesamttrocken-gewicht | 263,50 | | 302,32 | | 291,25 | | 259,65 | | 295,51 | | 226,42 | | 326,83 | |
| Ephemeroptera | 116,37 | 44,1 | 124,33 | 41,1 | 119,96 | 41,1 | 128,42 | 49,4 | 78,08 | 26,4 | 60,62 | 26,7 | 156,51 | 47,8 |
| Plecoptera | 35,47 | 13,4 | 59,12 | 19,5 | 65,03 | 22,3 | 23,65 | 9,1 | 70,95 | 24,0 | 29,56 | 13,0 | 53,21 | 16,2 |
| Trichoptera | 20,00 | 7,5 | 31,91 | 10,5 | 30,9 | 10,6 | 50,03 | 19,2 | 48,82 | 16,5 | 331,85 | 14,0 | 32,71 | 10,0 |
| Chironomidae | 83,03 | 31,5 | 75,81 | 25,0 | — | — | — | — | — | — | 90,62 | 40,0 | — | — |
| Rest | 8,61 | 3,2 | 11,13 | 3,6 | 75,26 | 25,8 | 57,53 | 22,1 | 97,64 | 32,9 | 13,35 | 5,8 | 84,40 | 25,8 |
| | | 99,7 | | 99,7 | | 99,8 | | 99,8 | | 99,8 | | 99,5 | | 99,8 |

tropischen Gewässern hierdurch die Produktion an Biomasse nicht in jedem Falle entscheidend gegenüber der Biomassenproduktion aus Gewässern anderer Klimazonen benachteiligt werden. Ein Ausgleich kann in tropischen Gewässern durch die vermehrte Generationenfolge der jeweiligen Arten erfolgen. Somit lag nach Böttger 1975 die Individuenzahl der Gesamtemergenz im Kalengo dreimal höher als z. B. im Breitenbach bei nahezu gleichen Bioproduktionswerten (Trockengewicht der Emergenz) in beiden Gewässern.

Da die tatsächliche Relation Biomasse „Kalengo-Chironomidae" zur Biomasse „restlicher Kalengo-Insekten" dem entsprechenden Verhältnis im Breiten- und Rohrwiesenbach gleichen dürfte (siehe Kapitel 7.2), kann die Bioproduktion der Chironomiden im Kalengo weitgehend in der gleichen Größenordnung wie die Chironomidenproduktion aus Fließgewässern der gemäßigten Zonen angesetzt werden. Dieses kann zusätzlich durch folgende Berechnung belegt werden:

Es wurden in der Kalengo-Emergenz insgesamt 35 126 Chironomidenindividuen festgestellt (jeweils 16 Tagesfänge pro Monat von April 1972 bis einschließlich März 1973). Wenn postuliert werden darf, daß diese Individuenzahl annähernd verdoppelt werden kann, ergibt sich eine geschätzte Gesamtzahl von 70 300 Individuen. Dieser Wert bezieht sich auf die gesamte vom Emergenzhaus überspannte Fläche von 8,90 qm. Pro Quadratmeter und Jahr beträgt die Individuenzahl somit etwa 7900. Im Breitenbach lag 1970 die Gesamtindividuenzahl pro qm/Jahr um 27 355, im Rohrwiesenbach jedoch nur bei 5476.

Die Individuenzahl der Chironomiden pro qm/Jahr liegt somit im Kalengo zwischen den entsprechenden Werten vom Breiten- und Rohrwiesenbach. Die Individuenzahl im Breitenbach lag außerdem 1970 ungewöhnlich hoch. Siebert (1976) ermittelte 1971 im gleichen Gewässerabschnitt nur noch einen Wert von 13 046 Individuen pro qm/Jahr.

## 8.0 Vergleich der Artenmannigfaltigkeit der Chironomiden aus verschiedenen Tierregionen

### 8.1 Fließgewässer der Holarktis

Die Chironomidenfauna der paläarktischen sowie auch der nearktischen Fließgewässer ist bereits weitgehend bekannt. Es würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, nur annähernd auf alle bisher vorliegenden Publikationen eingehen zu wollen. Somit können nur einige wenige neuere Untersuchungen hier berücksichtigt werden, bei denen auch eine Übereinstimmung in der taxonomisch-systematischen Bearbeitung der Chironomiden vorliegt.

Lehmann (1971) wies im gesamten Verlauf der Fulda (Bundesrepublik Deutschland, Hessen) 11 Gattungen der Tanypodinae (18 Arten), 24 Gattungen der Orthocladiinae (57 Arten) und 22 Gattungen der Chironominae (49 Arten) nach, insgesamt also 57 Gattungen mit 124 Arten.

Ringe (1974) stellte in den gesamten Emergenzfängen von 1970 vom Breiten- und

---

Tabelle XI Trockengewichte und Prozentanteile einzelner Tiergruppen aus unterschiedlich stark aufgeschlüsselten Fängen der Tage 1—3 (= a) und 15—17 (= b) der Monate April 1972 — Juli 1973 (Aus Böttger 1975.)

Rohrwiesenbach 8 Tanypodinae-Gattungen (9 Arten), 33 Orthocladiinae-Gattungen (64 Arten) und 15 Chironominae-Gattungen (35 Arten) fest, also insgesamt 56 Gattungen mit 108 Arten.

Coffman (1973) untersuchte die Chironomidenfauna anhand von Absammeln der Puppenhäute in einem kleinen Waldbach im östlichen Nordamerika. Es wurden insgesamt 57 Gattungen (davon 9 Tanypodinae, 27 Orthocladiinae und 21 Chironominae) festgestellt. Dieses Ergebnis zeigt, daß die Verhältnisse in der Nearktis weitgehend denen in der Paläarktis entsprechen.

### 8.2 Fließgewässer der Äthiopis

Über die Chironomidenfauna afrikanischer Fließgewässer liegen — wie bereits in Kapitel 2.0 ausgeführt — erst wenige Informationen vor.

Scott (1958) fand im gesamten Great Berg River (Western Cape Province) 5 Tanypodinae- (11 Arten), 12 Orthocladiinae- (38 Arten) und 14 Chironominae-Gattungen (34 Arten). Insgesamt wurden somit 31 Gattungen und 83 Arten nachgewiesen.

In der Kalengo-Emergenz lagen 5 Tanypodinae- (5 Arten), 14 Orthocladiinae- (24 Arten) und 8 Chironominae-Gattungen (17 Arten) vor, insgesamt also 27 Gattungen und 46 Arten.

Bei einem Vergleich mit den paläarktischen Fließgewässern ergibt sich somit für die beiden afrikanischen Gewässer eine deutlich geringere Anzahl an Gattungen und auch Arten.

Die in der Paläarktis meist regelmäßig in Fließgewässern auftretenden Gattungen *Diamesa, Prodiamesa, Potthastia, Pseudodiamesa, Brillia, Trissocladius* und *Micropsectra* kommen in der Äthiopis nicht sehr häufig bzw. überhaupt nicht vor. Auch die Arten des gesamten „*Orthocladius*-Komplexes“ (Brundin 1956: 93—106) sind in der Äthiopis offenbar nicht stark vertreten. Es fehlen hier erwartungsgemäß viele der weitgehend kaltstenothermen und oxybionten Fließwasserarten und Gattungen aus den Rhithronbereichen der paläarktischen Bäche und Flüsse.

Die Artenmannigfaltigkeit der Chironomiden ist somit in den Fließgewässern der Äthiopis eventuell eher ein wenig geringer als größer. Doch müssen erst wesentlich mehr Untersuchungen aus Afrika vorliegen, bevor hierüber zu verallgemeinernde Aussagen gemacht werden können. So ist vermutlich das geringe Angebot an unterschiedlichen Stratotopen im Kalengo mit verantwortlich für die relative Artenarmut in diesem Bach. Pflanzenbestände und ein Moosbewuchs der Steine fehlen. Mit reichlich organischem Material versetzte Sand- und Schotterflächen sind kaum vorhanden. Benthischen Algenbewuchs konnte ich ebenfalls nur in äußerst geringem Maße feststellen. Die Mehrzahl der Chironomidenlarven dürfte im Untersuchungsbereich des Kalengo als Detritusfresser von allochthonem, organischem Material leben.

Somit sind die Lebensbedingungen dieser Lebensstätte wenig variabel und die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft dementsprechend gering. Doch kann bereits als gesichert gelten, daß die Chironomidenfauna in den äthiopischen Fließgewässern grundsätzlich nicht artenreicher als in den gemäßigten und kalten Tierregionen ist.

Dieses deckt sich auch weitgehend mit der Auffassung von Fittkau (1973: 324), der seine Untersuchungen hauptsächlich in der Neotropis durchführte. Der Autor schreibt über die tropische Fauna: „Die Artenzahlen der Wirbellosen sind dagegen

in den meisten Klassen und Ordnungen und darüber hinaus insgesamt im Durchschnitt nicht größer, sondern teilweise sogar erheblich kleiner als in den Ökosystemen der Gewässer der gemäßigten und auch kalten Gebieten . . . Andere Gruppen wie z. B. die Chironomidae und Trichoptera scheinen in beiden Klimagebieten, wenn auch in unterschiedlichen Unterfamilien, vergleichbar große Artenzahlen aufzuweisen."

### 8.3 Fließgewässer weiterer Tierregionen, insbesondere der Neotropis

Eingehendere, von der Methodik her vergleichbare Untersuchungen an Fließgewässer-Chironomiden aus der Orientalis und der Notogäa liegen noch nicht vor. Somit können diese tiergeographischen Regionen zur Zeit unter denen hier zu diskutierenden Aspekten nicht mit der Holarktis und der Äthiopis verglichen werden. Auch aus der Neotropis wurden keine Untersuchungen über die gesamte Chironomidenfauna eines Fließgewässers publiziert. FITTKAU, der wohl als einer der besten Chironomiden-Kenner der Neotropis zu gelten hat, sammelte ein reichhaltiges Chironomidenmaterial auch von Fließgewässern insbesondere aus amazonischen Gebieten. Diese Chironomidensammlung befindet sich in der Zoologischen Staatssammlung, München. Sie konnte noch nicht umfassend ausgewertet werden.

FITTKAU (1973: 325) führt jedoch aus, daß sowohl im Oberlauf der Fulda als auch im Oberlauf eines zentralamazonischen Urwaldbaches auf den ersten 3 Kilometern weitgehend die gleiche Anzahl an Chironomidenarten anzutreffen sei.

## 9.0 Der heutige Wissensstand über die Verbreitung der Chironomiden in der Aethiopis und ihre Beziehung zu anderen Tierregionen

### 9.1 Allgemeine Ausführungen

Da eine Bearbeitung der Chironomidenfauna in weiten Gebieten Afrikas noch gar nicht oder nur sehr fragmentarisch erfolgt ist, und auch eine Klärung der taxonomisch-systematischen Probleme kaum erst begonnen hat, müssen die wenigen Publikationen, die sich mit der Verbreitung der Chironomiden in der Aethiopis befassen, notwendigerweise mit gewissen Vorbehalten betrachtet werden.

Es ist das Verdienst von DEJOUX, als erster eine zusammenfassendere Übersicht über die Verbreitung der afrikanischen Chironomiden zusammengestellt zu haben. Hier sind insbesondere seine Arbeiten von 1973, 1974 und 1976 zu nennen. Es ist im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, die von DEJOUX aufgestellten Verbreitungskarten gewisser Chironomiden-Unterfamilien, -Gattungen und auch -Arten im einzelnen zu erörtern. Lediglich zwei Darstellungen aus DEJOUX 1973: 92 und 1974: 78 seien hier diskutiert (Abb. 251 und Abb. 252).

In Abbildung 251 wird die Anzahl der Chironomidenarten angegeben, die jeweils aus den einzelnen afrikanischen Staaten bereits „bekannt" ist. Hierzu ist zu sagen, daß solche Zahlenangaben, wie sie z. B. für Zaire gegeben werden, in keiner Weise der Wirklichkeit entsprechen. Die Mehrzahl all dieser Species müßte vollkommen neu überprüft werden, um überhaupt eine nur einigermaßen gesicherte Aussage machen zu können (vgl. Kapitel 2.0). Die Abbildung 251 stellt somit lediglich eine reine Übersicht der vorliegenden Literaturangaben dar und hat — von wenigen Ausnahmen abgesehen — kaum einen Bezug zu den realen Verhältnissen.

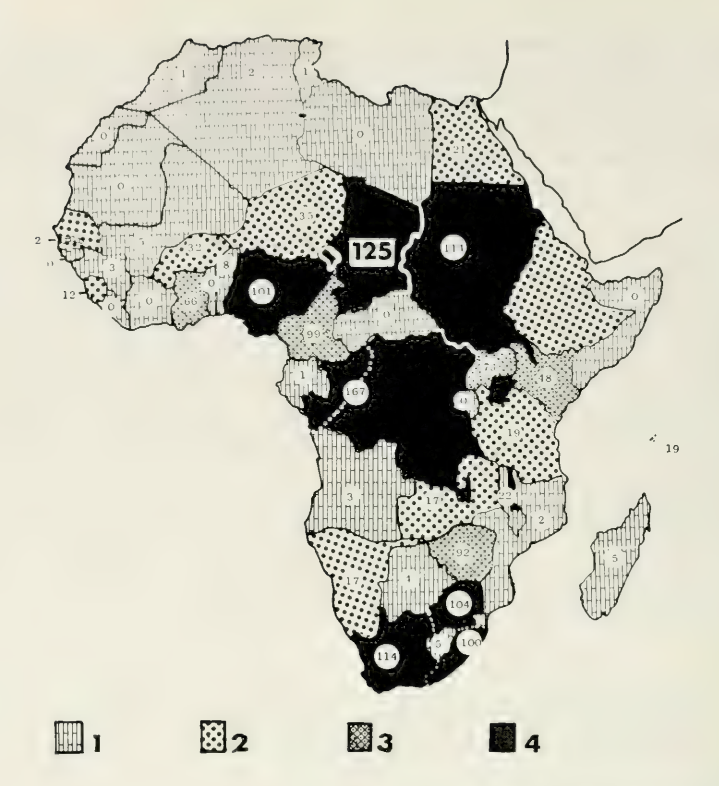



Abb. 251 Das Schema zeigt die Verbreitung der uns bekannten Chironomiden in Afrika. Die Anzahl der augenblicklich bekannten Arten ist für jedes Land angegeben. (Für Nordafrika sind nur die für die Äthiopische Region typischen Arten berücksichtigt worden.) (Übertragen aus Dejoux 1973) — Zeichenerklärung:

1. praktisch unbekannte Fauna
2. noch ungenügend bekannte Fauna
3. gut bekannte Fauna
4. sehr gut bekannte Fauna

Dejoux (1974: 78 und 80—81) stellt außerdem eine Theorie zur Verbreitung der Chironomiden in der Aethiopis auf (Abb. 252). Der Autor führt aus, daß der Ostafrikanische Graben als eine Art Passage einen Austausch der Arten von West- und Ostafrika mit denen des südlichen, subäquatorialen Afrikas gestatte. Die Sahel-Zone bilde keine natürliche Verbreitungsbarriere zwischen West- und Ostafrika. Durch die Sahara werde jedoch eine Ausbreitung der Arten nach Norden verhindert. Lediglich das Gebiet von Äthiopien sowie die Zone des Suez-Kanals erlaube einen Faunenaustausch zwischen Asien und den Mittelmeergebieten. Obgleich die Chironomidenfauna der großen, immergrünen Regenwälder noch weitgehend unbekannt ist, äußert Dejoux die Überzeugung, daß das Gebiet von Ghana mit seiner sudanesischen Fauna eine sehr scharf abgegrenzte Enklave zwischen den Waldgebieten von Guinea und des Kongobeckens bilde.

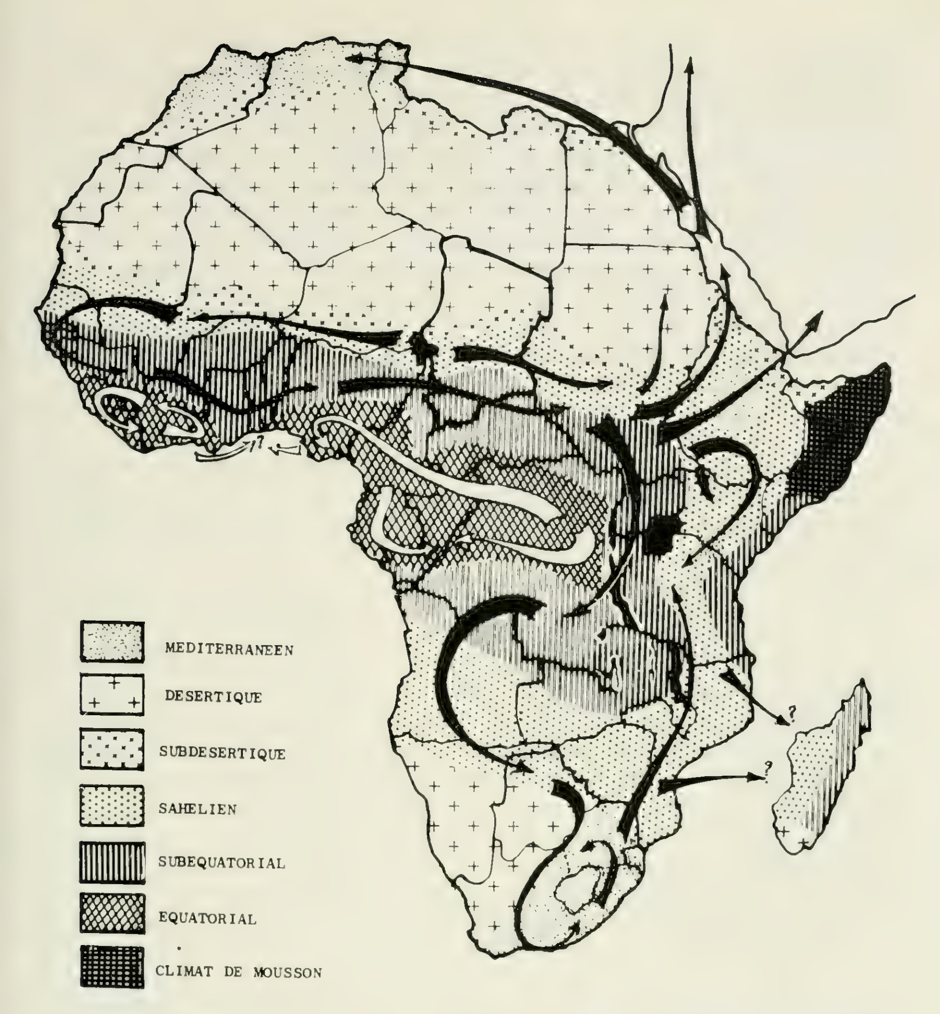



Abb. 252 Die großen Verbreitungszonen der Chironomiden der Äthiopischen Region. Die schwarzen Pfeile schematisieren die Ausbreitung der sahel-sudanesischen Fauna, die weißen Pfeile die der Faunen der großen Waldgebiete. Die klimatologische Zonierung ist die von E. De Martonne angegebene. (Übertragen aus Dejoux 1974.)

Diese Ausführungen überzeugen jedoch nur zum Teil. Insbesondere läßt die Abbildung 252 durch die Anordnung der Pfeile zur Verbreitung den Eindruck entstehen, als hätten die Chironomiden der Aethiopis den Ausgang ihrer Entwicklung und Verbreitung weitgehend in den heutigen Gebieten zwischen dem Tschad und dem Sudan gehabt. Dejoux spricht somit auch von einer speziellen „faune sahélo — soudanienne". Nach dieser Auffassung hätte sich also die Mehrzahl der afrikanischen Chironomiden von diesen Gebieten aus nach Süden wie zum Teil nach Norden bzw. nach Nord-Osten verbreitet.

Die Sahara hat sich jedoch als eine Hauptbarriere zwischen der Palaearktis und der Aethiopis erst im Quartär gebildet, als die Chironomiden bereits weitgehend auf dem gesamten afrikanischen Kontinent verbreitet gewesen sein dürften. Noch zur Jungsteinzeit waren weite Gebiete der heutigen Sahara eine Savannenlandschaft. Das Grundwasser vieler Oasen stammt aus der letzten Pluvialzeit vor annähernd 30 000 Jahren. Die Entstehung des zentralen Ostafrikanischen Grabens ist jedoch sehr viel früher anzusetzen (im Miozän), so daß eine wichtige Voraussetzung für eine Nord-Südverbreitung der Chironomiden in Afrika bereits lange Zeit vorher bestand. Erwähnenswert erscheint in diesem Zusammenhang auch, daß aus dem Jungmiozän eine enge Beziehung zwischen den Säugetierfaunen Spaniens und Marokkos nachgewiesen werden konnte*). Es muß als sehr wahrscheinlich gelten, daß die Chironomiden schon Ende des Mesozoikums als gut definierbare Gruppe bestanden haben. Bereits in der unteren Kreide (Neokom) des Libanons ist eine Unterfamilie der Chironomidae (Podonominae) mit Sicherheit nachgewiesen (Hennig 1969: 386).

Anderenfalls wäre z. B. die enge Verwandtschaft zwischen den Chironomiden aus Nordamerika und aus Europa, die beide noch im älteren Tertiär in sehr enger Verbindung miteinander standen, nicht zu erklären. Es wird heute angenommen, daß die Pterygota bereits im Devon vor annähernd 300 Millionen Jahren entstanden sind.

Somit muß eine enge Verwandtschaft der heutigen afrikanischen Chironomidenfauna mit denen der Palaearktis und sogar der Nearktis gefordert werden (— liegt doch z. B. auch eine beachtenswerte Übereinstimmung zwischen den Reptilienfaunen der älteren Kreidezeit aus Nordamerika, Westeuropa und Ostafrika vor!). Weiterhin folgt daraus, daß die Verbreitung der Chironomiden in der Aethiopis nicht zentral von irgendeinem engbegrenzten Gebiet Afrikas ausging; denn eine permanent wirksame Isolierung Afrikas von Europa bzw. weitgehend von der gesamten Palaearktis erfolgte — wie bereits ausgeführt — erst sehr spät, nachdem die Chironomidenbesiedlung der Aethiopis bereits lange vollzogen war.

Die zeitweisen, mehr oder weniger expansiven Überflutungen heutiger Saharagebiete (Kreide, Oligozän) dürften hierauf keinen nachhaltigen Einfluß ausgeübt haben. Meiner Auffassung nach werden diese oben dargelegten Ausführungen durch die im Kalengo nachgewiesenen Arten bzw. Gattungen wie *Cantopelopia robacki*, *Parametriocnemus scotti*, *Eukiefferiella calvescens*, *Eukiefferiella kivuensis*, durch zahlreiche Arten der Gattungen *Cricotopus*, *Nanocladius*, *Rheocricotopus*, *Paratrichocladius*, *Polypedilum*, *Cryptochironomus*, *Rheotanytarsus* etc. überzeugend belegt (vgl. Kapitel 9.2—9.4). Ebenfalls kann als eine weitere Bestätigung dieser Darlegungen das Auftreten gleicher Gattungen sowohl in afrikanischen als auch in holarktischen Fließgewässern gelten.

In den nachfolgenden Kapiteln sollen nur diejenigen vom Kalengo nachgewiesenen Arten bzw. Gattungen näher behandelt werden, die als besonders relevant für tiergeographische Rückschlüsse betrachtet werden können.

---

*) Zu bedenken ist auch, daß das Rote Meer im Jungtertiär entstand. Zumindest bis zu jener Zeit muß somit ebenfalls ein Faunenaustausch zwischen Afrika und Asien angenommen werden.

### 9.2 Unterfamilie Tanypodinae

Vom Kalengo lagen folgende Gattungen vor: *Conchapelopia, Larsia, Paramerina, Nilotanypus* sowie *Cantopelopia.* Die ersten vier Gattungen sind mit zum Teil mehreren Arten ebenfalls in der Holarktis weit verbreitet. Die Gattung *Conchapelopia* ist außerdem aus Japan, die Gattung *Larsia* aus Indonesien und Südamerika, die Gattung *Paramerina* aus Indonesien, Japan sowie Nordafrika und die Gattung *Nilotanypus* aus Japan zusätzlich nachgewiesen.

Die Gattung *Conchapelopia* ist vermutlich mit mehreren Species in ganz Afrika südlich der Sahara einschließlich Madagaskar verbreitet.

Arten der Gattung *Larsia* wurden in Ost-, Zentral- und Südafrika sowie auf den Seychellen gefunden.

Die Gattung *Paramerina* weist ebenfalls eine weite Verbreitung in Afrika auf (West-, Ost-, Zentral- und Südafrika, Seychellen).

Von der auch vom Kalengo nachgewiesenen Art *Nilotanypus comatus* liegen bereits Nachweise aus West-, Ost-, Zentral- und Südafrika vor. Vermutlich kommt sie ebenfalls auf Madagaskar vor (Harrison 1971: 389).

Die Gattung *Cantopelopia* war bisher mit nur einer Species *(C. gesta)* aus Nordamerika bekannt. Ein Nachweis dieser Gattung aus weiteren Tierregionen lag nicht vor. Die Art *C. robacki,* die jetzt im Kalengo vorgefunden wurde, zeigt deutlich, daß offenbar auch noch engere Beziehungen zwischen der aethiopischen und der nearktischen Fauna bestehen.

### 9.3 Unterfamilie Orthocladiinae

Bei der Unterfamilie Orthocladiinae sind die Mehrzahl der im Kalengo vorgefundenen Gattungen und zum Teil auch einzelne Arten sehr geeignet zur Demonstration einer Verwandtschaft zwischen der aethiopischen und holarktischen Chironomidenfauna. Wie in der Holarktis, so sind auch in der Aethiopis die Gattungen *Cricotopus, Eukiefferiella, Nanocladius, Parakiefferiella, Paratrichocladius, Rheocricotopus, Corynoneura, Thienemanniella* und *Parametriocnemus* charakteristische Fließgewässer-Orthocladiinae. Wie die Verhältnisse in den weitläufigen Waldgebieten des Kongobeckens liegen, wird zur Zeit noch untersucht (Teil II dieser Arbeit). In den Bächen der näheren Umgebung der Stadt Kisangani ist zumindest ein großer Teil dieser Gattungen ebenfalls dominierend, wie meine Untersuchungen von 1975 ergeben haben.

Die Arten *Cricotopus albitibia* und *C. kisantuensis* sind — vermutlich einschließlich der Regenwaldgebiete des Kongobeckens — in ganz Afrika südlich der Sahara weit verbreitet. *C. albitibia* ist offenbar in vielen Fließgewässern auch in größerer Abundanz vertreten.

Eine sehr interessante Art stellt *Eukiefferiella calvescens* in Hinblick auf ihre Verbreitung dar. *E. calvescens* ist eine häufige Art der Fließgewässer Europas einschließlich Skandinaviens. Auch in Afrika ist sie weit verbreitet. Nachweise liegen bereits aus West-, Ost- und Südafrika vor. Insbesondere diese Species kann — wie aber letztlich auch *Eukiefferiella kivuensis* — als ein weiterer, sehr eindrucksvoller Beleg für die Faunenverwandtschaft zwischen Europa und Afrika gelten.

Die Arten der gut definierten Gattungen *Nanocladius* und *Rheocricotopus,* die vom Kalengo nachgewiesen wurden, zeigen ebenfalls außerordentlich große Übereinstimmungen mit gewissen holarktischen Arten (Kapitel 5.2). Die Gattung *Rheocricotopus* ist auch mit mehreren Species in der Orientalis vertreten.

*Parakiefferiella ephippium* sowie insbesondere *Paratrichocladius micans* und *Parametriocnemus scotti* sind südlich der Sahara weit verbreitete und zum Teil häufige Fließgewässerarten (insbesondere *P. micans*). Gesicherte Nachweise dieser Arten liegen aus West-, Ost- und Südafrika sowie für *P. micans* auch aus dem Jemen vor. *Parametriocnemus scotti* hat außerdem sehr nahe verwandte Arten in der Holarktis (*P. stylatus* in der Palaearktis, *P. lundbecki* in der Nearktis). Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß es sich bei diesen drei Species lediglich um Unterarten handelt wie bei *P. stylatus adzharicus*, die vom Kleinen Kaukasus beschrieben wurde. Somit ist *P. scotti* — ähnlich wie *Eukiefferiella calvescens* — wieder ein besonders überzeugender Beleg für die enge Beziehung zwischen der holarktischen und der aethiopischen Chironomidenfauna.

Nahe verwandte Arten aus der Holarktis und der Aethiopis liegen ebenfalls bei terrestrischen bzw. semiterrestrischen Arten vor. Hier sind vor allen Dingen die Gattungen *Lymnophyes*, *Mesosmittia* und *Pseudosmittia* zu nennen. *Lymnophyes natalensis*, die nach Freeman in weiten Gebieten Afrikas bereits nachgewiesen wurde, ist zumindest nur als Imago nicht eindeutig von gewissen Species aus der Palaearktis abzugrenzen (vgl. Kapitel 5.2). Es ist zu vermuten, daß auch einige Arten, die aus der Nearktis beschrieben wurden, mit Species der Alten Welt identisch sind.

Obgleich solche systematischen „Feinheiten" zur Zeit noch nicht geklärt sind, kann dennoch die Gattung *Lymnophyes* auch als Beweis für die enge tiergeographische Verbindung zwischen den Kontinenten Amerika, Europa und Afrika herangezogen werden.

Die Gattung *Mesosmittia* galt bis jetzt als monotypisch mit der palaearktischen Art *M. flexuella*. Es muß als ein weiteres Indiz für eine enge Verwandtschaft zwischen den Chironomiden der Palaearktis und der Aethiopis gewertet werden, daß eine solche extrem artenarme Gattung in beiden Tierregionen vertreten ist.

Im gleichen Zusammenhang seien schließlich noch die Species *Pseudosmittia subtrilobata* und *Bryophaenocladius (Odontocladius) brincki* erwähnt.

*P. subtrilobata* ist sehr nahe verwandt mit der palaearktischen Art *P. trilobata*; *B. (O.) brincki* ist eventuell sogar identisch mit *B. (O.) pectinatus* aus der Palaearktis.

## 9.4 Unterfamilie Chironominae

Diese Unterfamilie ist ebenfalls weitgehend in der gleichen charakteristischen Zusammensetzung in den afrikanischen wie in den palaearktischen Fließgewässern vertreten. Auch innerhalb dieser Unterfamilie weist die Mehrzahl der afrikanischen Species nahe verwandte Arten in der Palaearktis auf.

Die Gattung *Cryptochironomus* ist mit mehreren Arten in Afrika weit verbreitet (Dejoux 1973: 92). Die afrikanischen *Cryptochironomus*-Arten sind nur schwer voneinander abzugrenzen und zeigen keine Besonderheiten gegenüber den Species aus der Palaearktis. Auch hier sind identische Arten nicht ganz auszuschließen.

Dies trifft ebenfalls weitgehend für einige Arten der Gattungen *Microtendipes* und *Polypedilum* zu. Hier wären vom Kalengo insbesondere *Microtendipes kahuziensis* und *Polypedilum melanophilus* zu nennen (Vgl. Kapitel 5.3).

Bei den Tanytarsini demonstriert die gesamte Gattung *Rheotanytarsus* (insbesondere mit der Species *Rh. montanus*) die enge Verwandtschaft zwischen der afrikanischen und europäischen Chironomidenfauna. Nachweise von *Rheotanytarsus*-

Arten liegen vom Senegal, von der Elfenbeinküste, vom Tschad, von Zaire und von Südafrika vor. Auch aus Marokko ist die Gattung bereits bekannt.

Die Arten *Tanytarsus bukavus* und *T. congolensis* zeigen als Imagines Gemeinsamkeiten mit der Gattung *Cladotanytarsus* und können nur auf Grund ihrer Puppenhäute der Gattung *Tanytarsus* zugeordnet werden (vgl. Kapitel 5.3). Dieser *Tanytarsus*-„Typus" kann eventuell als weitgehend spezifisch für die afrikanische Tanytarsini-Fauna gelten. Von den Gattungen *Tanytarsus* und *Cladotanytarsus* liegen zur Zeit Fundorte aus Gebieten Nord-, Ost-, West-, Zentral- und Südafrikas vor.

Augenfällig ist das Fehlen der Gattung *Micropsectra* im Kalengo. Diese Gattung ist stets mit mehreren Arten und mit zum Teil großer Abundanz in den palaearktischen Fließgewässern vertreten. Auch bei Scott und Dejoux sind keine Angaben über diese Gattung zu finden. Lediglich Freeman (1958: 330—331) beschreibt eine Art, *M. capicola*, aus Südafrika (doch darf vermutlich auch diese Species nicht der Gattung *Micropsectra* zugeordnet werden!).

## 10.0 Zusammenfassung


Über den Bergbach Kalengo in Zentralafrika (Kivu-Gebiet), Ostzaire wurde ein Emergenzhaus, das eine Bachfläche von 8,90 qm überspannte, errichtet. In dieser Arbeit wird von der Gesamtemergenz die Dipterenfamilie Chironomidae unter taxonomisch-systematischen, ökologischen und produktionsbiologischen Aspekten über einen Zeitraum von zwölf Monaten untersucht. Die Auswertung von insgesamt 35 126 geschlüpften Chironomiden-Imagines aus jeweils 16 Tagesfängen pro Monat von April 1972 bis einschließlich März 1973 führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Insgesamt wurden 46 Arten festgestellt. 23 Species werden neu beschrieben. Alle Arten — die Mehrzahl einschließlich ihrer Metamorphosestadien — werden ausführlich abgehandelt. Angaben zur Ökologie, zur systematischen Stellung und zur Verbreitung werden gegeben.
2. Es lagen 5 Tanypodinae — (5 Arten), 14 Orthocladiinae — (24 Arten) und 8 Chironominae-Gattungen (16 Arten) aus der Kalengo-Emergenz vor.
3. Die Artenmannigfaltigkeit der Chironomiden ist in den Fließgewässern der Äthiopis eher ein wenig geringer als in den entsprechenden Gewässern der Holarktis.
4. Die Unterfamilie Orthocladiinae dominiert im Kalengo nicht eindeutig. Werden die Individuenzahlen mitberücksichtigt, so verschiebt sich das Bild sogar vollkommen zugunsten der Unterfamlie Chironominae. Diese Verschiebung wird allerdings hauptsächlich von *Microtendipes numerosus* bewirkt, die annähernd 50 % der gesamten Biomasse der Chironomiden-Emergenz stellt.
5. Die Individuenzahl der gesamten Chironomiden-Emergenz lag bei 70 300.
6. Dieses Material gliedert sich deutlich in 8 dominante Arten, wobei *Microtendipes numerosus, Nanocladius jannae* und *Paratrichocladius micans* weitaus die meisten Individuen stellen.
7. Die Auswertung der Emergenz für die Phänologie auch der häufigsten Chironomidenarten ist schwierig, da der Kalengo das ganze Jahr über nur äußerst geringe Wasserstands- und Temperaturschwankungen aufweist.
   Ein Anstieg der Emergenzrate am Ende der Trockenzeit war bei *Microtendipes numerosus* und *Nanocladius jannae* zu verzeichnen. Die Larven dieser beiden Arten leben auf Steinen in Bereichen stärkster Wasserströmung. Die Puppen sind durch die wolkenbruchartigen Regengüsse in der Regenzeit vermutlich besonders gefährdet. Es wird angenommen, daß solche Arten deshalb ihre Hauptschlüpfphasen in die trockeneren Perio-

den verlegt haben. Drei weitere häufige Arten, *Polypedilum majiis, P. brunneicornis* und *P. melanophilus,* weisen dagegen ein verstärktes Schlüpfen weitgehend in der Regenzeit auf. Die Larven dieser Arten leben in den seichten, ruhigeren, durch den Uferbewuchs geschützten Uferbereichen. Zusätzlich wird durch die Regenfälle, die fast stets mit heftigen Windböen einhergehen, viel allochthones Nahrungsmaterial vom Uferbewuchs abgeschlagen und in den Bach eingebracht. Eine verstärkte Entwicklungsphase dieser Species liegt somit in der Regenzeit. Die Maxima der Emergenz einzelner Arten können vorerst nur als verstärkte Phänophasen und nicht als einzelne Generationsabfolgen interpretiert werden, da nahezu alle Chironomidenarten das ganze Jahr über schlüpfen. Nur ausführliche Untersuchungen der Larvenstadien könnten hier eine Klärung dieser Frage bringen.

8. Die Sex-Ratio betrug bei den häufigsten Arten annähernd 1:1. Bei einigen Arten wich der Anteil der Geschlechter jedoch zum Teil erheblich von diesem Verhältnis ab.
9. Da die Chironomiden in hoher Individuenzahl auftraten, stellen sie trotz ihrer geringen Größe sehr hohe Anteile am Gesamtgewicht. Die Chironomiden stehen an zweiter Stelle hinter den Ephemeropteren. Doch erscheint es durchaus als berechtigt, zumindest annähernd gleiche Anteile an der realen Gesamtbiomasse bei den Chironomiden und Ephemeropteren zu postulieren, da bei der Ernte der Chironomidenemergenz in besonders starkem Maße Verluste auftreten.
   Die Individuenzahl der Chironomiden betrug im Kalengo pro Quadratmeter und Jahr annähernd 7900. Dieser Wert entspricht weitgehend denen aus mitteleuropäischen Fließgewässern.
10. Viele im Kalengo nachgewiesenen Chironomidenarten sind in weiten Gebieten Afrikas südlich der Sahara verbreitet. Es muß angenommen werden, daß diese Dipterenfamilie schon Ende des Mesozoikums als gut definierbare Gruppe bestanden hat. Somit muß eine Verwandtschaft der heutigen afrikanischen Chironomidenfauna mit der der Holarktis gefordert werden. Diese Verwandtschaft läßt sich auch eindeutig nachweisen. *Eukiefferiella calvescens,* eine häufige Art in der Palaearktis, ist auch in Afrika weit verbreitet. Einige weitere afrikanische Arten sind eventuell ebenfalls identisch mit palaearktischen und zum Teil auch nearktischen Species. Somit kann die Verbreitung der Chironomiden in der Aethiopis nicht zentral von einem eng begrenzten Gebiet Afrikas ausgegangen sein. Die Chironomidenbesiedlung Afrikas muß bereits weitgehend vor der Isolierung Afrikas von Europa und Asien durch die Sahara, durch das rote Meer und durch die Wüstengebiete Saudi-Arabiens vollzogen gewesen sein.

## 11.0 Literaturverzeichnis

(Die Arbeiten von J. J. Kieffer wurden hier nicht aufgenommen, da sie weitgehend nur noch historischen Wert besitzen. Sie können in der Zoologischen Staatssammlung, München, erfragt werden. Eine Zusammenstellung sämtlicher Arbeiten über afrikanische Chironomiden haben T. und B. R. Davies 1976 herausgegeben.)


Albu, P. 1974: A new subgenus of the genus *Bryophaenocladius* and two new species (Diptera, Chironomidae). — Ent. Tidskr. Suppl. **95**: 9—12

Böttger, K. 1975: Produktionsbiologische Studien an dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. — Archiv f. Hydrobiologie **75**: (1): 1—30

Brundin, L. 1947: Zur Kenntnis der schwedischen Chironomiden. — Ark. Zool. **39**: (3): 1—95

— — 1949: Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der bodenfaunistischen Charakterzüge schwedischer oligotropher Seen. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm **30**: 1—914

— — 1956: Zur Systematik der Orthocladiinae (Dipt. Chironomidae). — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm **37**: 5—185

Chrispeels, A. 1959: Larves du Chironomidae (Diptera Nematocera) in: Exploration Hy-

drobiologique des Lacs Kivu, Edouard et Albert. — Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique **3**: 143—188

Coffman, W. P. 1973: Energy flow in a woodland stream ecosystem: II. The taxonomic composition and phenology of the Chironomidae as determined by the collection of pupal exuviae. — Arch. Hydrobiol. **71**: (3): 281—322

Davies, T. & Davies, B. R. 1976: A Bibliography of the Chironomidae (Diptera) of Africa and adjacent islands: Part 1 and 2. — Inst. Freshwat. Studies, Rhodes Univ., Grahamstown, 6140, R. S. A.

Dejoux, C. 1968: Contribution à l'étude des premiers états des Chironomidae du Tchad (Première note). — Hydrobiologia **31**: 449—464

— — 1970a: Contribution à l'étude des premiers états des chironomides du Tchad (2e note). — Bull. Mus. National Hist. Naturelle **41**: 1152—1163

— — 1970b: Contribution à l'étude des premiers états des chironomides du Tchad (Insects, Diptera) (3e note). — Bull. Mus. National Hist. Naturelle **42**: 175—184

— — 1970c: Contribution à l'étude des premiers états des chironomides du Tchad (Quatriéme note). — Cah. O. R. S. T. O. M., Sér. Hydrobiol. **4**: 39—51

— — 1971: Contribution à l'étude des premiers états des chironomides du Tchad (Insects: Diptera) (Cinquième note). — Cah. O. R. S. T. O. M. Sér. Hydrobiol. **5**: 87—100

— — 1973: Données Faunistiques Nouvelles concernant les Chironomides (Diptères, Nématocères) de la Région Ethiopienne. — Cah. O. R. S. T. O. M., Sér. Hydrobiol., VII(2): 77—93

— — 1974a: Contribution à la connaissance des Chironomides de l'Afrique de l'Ouest. — Ent. Tidskr. **95**: 71—83

— — 1974b: Synécologie des Chironomides du Lac Tchad (Diptères-Nématocères). — Thèse de Doctorat. O. R. S. T. O. M. Paris.

— — 1976: Données Faunistiques Nouvelles Concernant les Chironomides (Diptères, Nématocères) de la Région Ethiopienne (2e Note). — Cah. O. R. S. T. O. M., Sér. Hydrobiol., X (1): 19—32

— — 1977: Chironomides du Lac de Bam. — Rapport O. R. S. T. O. M. **6**: 1—8

Edwards, F. W. 1929: British Non-Biting Midges. — Trans. ent. Soc. Lond. **77**: 279—430

Fittkau, E. J. 1962: Die Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). (Die Tribus Anatopyni, Macropelopiini und Pentaneurini). — Abh. Larvalsystem Insekten: 1—453

Fittkau, E. J. & Lehmann, J. 1970: Revision der Gattung *Microcricotopus* Thien. und Harn. (Dipt., Chironomidae). — Int. Revue ges. Hydrobiol., **55** (3): 391—402

Fittkau, E. J. 1973: Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. — Amazoniana **IV** (3): 321—340

Fittkau, E. J. & Klinge, H. 1973: On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. — Biotropica **5**: (1): 2—14

Fittkau, E. J., Irmler, U. et al. 1975: Productivity, Biomass, and Population Dynamics in Amazonian Water Bodies. — In: Amazonian Aquatic Systems. New York.

Freeman, P. 1953a: Chironomidae (Diptera) from Western Cape Province I. — Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) **22**: (7—8): 127—135

— — 1953b: Chironomidae (Diptera) from Western Cape Province II. — Proc. R. ent Soc. Lond. **22**: (11—12): 201—213

— — 1955: A Study of African Chironomidae. Part I. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Entomology) **4** (1): 1—67

— — 1956a: A Study of African Chironomidae. Part II. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Entomology) **4** (7): 285—368

— — 1956b: Some Chironomidae (Diptera) from west Africa. — Bull. IFAN., **18**, (sér. A): 93—96

— — 1957a: Chironomidae (Diptera, Nematocera). Imagines. Exploration hydrobiologique des lacs Kivu, Edouard et Albert 1952—1954. — Inst. Roy. Sci. Natur. **2**: 207—221

— — 1957b: A Study of the Chironomidae (Diptera) of Africa South of the Sahara. Part III. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Entomology) **5**: 323—426

— — 1958: A Study of the Chironomidae (Diptera) of Africa South of the Sahara. Part IV. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Entomology) **6** (11): 261—363

— — 1961: Diptera Chironomidae. Le parc national du Nio-Kolokoba. — Mém. IFAN **62**: 273—274

Goetghebuer, M. 1933: Ceratopogonidae et Chironomidae du Congo Belge. — Rev. Zool. Bot. fr. **24**: 129—151

— — 1934: Ceratopogonides et Chironomides du Congo Belge (deuxième note). — Revue Zool. Bot. afr. **25**: 191—205

— — 1935a: Deux Chironomides nouveaux du Congo Belge. — Revue Zool. Bot. afr. **26**: 397—399

— — 1935b: Chironomides du Congo Belge. — Revue Zool. Bot. afr. **27**: 38—53

— — 1936a: Tendipedidae (Chironomidae). a) Subfamilie Pelopiinae (Tanypodinae). A. Die Imagines. — In: Lindner, E. (ed.): Die Fliegen der palaearktischen Region **13b**: 1—50

— — 1936b: Chironomides du Congo Belge. — Revue Zool. Bot. afr. **28**: 453—492

— — 1937—1954: Tendipedidae (Chironomidae). b) Subfamilie Tendipedinae (Chironomidae). A. Die Imagines. — In: Lindner, E. (ed.) Die Fliegen der palaearktischen Region **13c**: 1—138

— — 1938: Mission Robert Ph. Dollfus en Égypte XX Diptera. III. Chironomidae (suite et fin). — Mém. Inst. égypte **37**: 267—272

— — 1939: Tendipedidae (Chironomidae). e) Subfamilie Corynoneurinae. A. Die Imagines. — In: Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region **13f**: 1—14

— — 1940—50: Tendipedidae (Chironomidae). f) Subfamilie Orthocladiinae. A. Die Imagines. — In: Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region **13g**: 1—208

Harrison, A. D. 1970: *Lepidopelopia*, a new chironomid genus with scale-like setae on the legs (Diptera: Chironomidae). — J. ent. Soc. sth. Afr. **33**: 295—301

— — 1971: A conspectus of the Macropelopiini and Pentaneurini (Tanypodinae: Chironomidae) of Africa south of the Sahara. — Can. Ent. **103**(3): 386—390

— — 1978: New genera and species of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) from Africa south of the Sahara. — J. ent. Soc. sth. Afr. **41** (1): 63—80

Hennig, W. 1969: Die Stammesgeschichte der Insekten. — Frankfurt/M.

Hinton, H. E. 1951: A new chironomid from Africa, the larvae of which can be dehydrated without injury. — Proc. zool. Soc. Lond. **121**: 371—380

Hirvenoja, M. 1962: *Cladotanytarsus*-Arten (Dipt., Chironomidae) aus Finnisch-Lappland. — Ann. Ent. Fenn. **28**: 173—181

— — 1973: Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae). — Ann. Zool. Fenn. **10**: 1—363

Illies, J. 1971: Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzer produktionsbiologische Studien (1). — Arch. Hydrobiol. **69** (1): 14—59

— — 1972: Emergenzmessung als neue Methode zur produktionsbiologischen Untersuchung von Fließgewässern. Schlitzer produktionsbiologische Studien (2). — Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 65—68

— — 1973: Emergenzschwankungen — ein produktionsbiologisches Problem. Schlitzer produktionsbiologische Studien Nr. 7. — Verh. Ges. Ökol. Saarbrücken: 131—141

— — 1975: A new attempt to estimate production in running waters (Schlitz studies on productivity, No. 12). — Verh. Internat. Verein. Limnol. **19**: 1705—1711

Kownacka, M. & Kownacki, A. 1967: *Parametriocnemus boreoalpinus* Gowin et Thienemann 1942 (Tendipedidae, Diptera) new species for the Tatra Mts. — Acta Hydrobiol. **9** (1—2): 187—191

Kownacki, A. & Zosidze, R. 1973: *Parametriocnemus stylatus adzharicus* n. sp. (Chironomidae, Diptera). — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II Sér. Sci. biol. **21**, 127—130

KUGLER, J. 1966: Vorläufige Mitteilung über die Chironomidenfauna des Tiberiassees. — Gewäss. Abwäss. **41/42**: 70—84

KUGLER, J. & CHEN, H. 1968: The Distribution of Chironomid Larvae in Lake Tiberias (Kinneret) and Their Occurence in the Food of Fish of the Lake. — Israel J. Zool. **17**: 97—115

KUGLER, J. & WOOL, D. 1968: Chironomidae (Diptera) from the Hula Nature Preserve, Israel. — Ann. Zool. Fenn. **5**: 76—83

LEHMANN, J. 1969: Die europäischen Arten der Gattung *Rheocricotopus* Thien. und Harn. und drei neue Artvertreter dieser Gattung aus der Orientalis (Diptera, Chironomidae). — Arch. Hydrobiol. **66** (3): 348—381

— — 1970: Revision der europäischen Arten (Imagines ♂♂ und Puppen ♂♂) der Gattung *Rheotanytarsus* Bause (Diptera, Chironomidae). — Zool. Anz. **185** (5/6): 344 bis 378

— — 1971: Die Chironomiden der Fulda. Systematische, ökologische und faunistische Untersuchungen. — Arch. Hydrobiol./Suppl. **37** (4): 466—555

— — 1972: Revision der europäischen Arten (Puppen ♂♂ und Imagines ♂♂) der Gattung *Eukiefferiella* Thienemann (Diptera: Chironomidae). — Beitr. Ent. **22** (7/8): 347—405

MASCHWITZ, D. E. 1975: Revision of the nearctic species of the subgenus *Polypedilum (Polypedilum)* (Chironomidae: Diptera). — Thesis at the University of Minnesota: 1—325

MCLACHLAN, A. J. 1969: Notes on some larval and pupal chironomids (Diptera) from Lake Kariba, Rhodesia. — J. nat. Hist. **3**: 261—293

— — 1970: Some effects of annual fluctuations in water level on the larval chironomid communities of Lake Kariba. — J. Anim. Ecol. **39**: 79—90

— — 1971: Some immature stages of the subgenus *Chironomus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae) from Malawi, Central Africa. — J. Ent. **40** (2): 173—178

— — 1974a: Recovery of the mud substrate and its associated fauna following a dry phase in a tropical lake. — Limnology and Oceanography **19** (1): 74—83

— — 1974b: Development of some lake ecosystems in tropical Africa, with special reference to the invertebrates. — Biol. Rev. **49**: 365—397

MCLACHLAN, A. J. & MCLACHLAN, S. M. 1969: The Bottom Fauna and Sediments in a Drying Phase of a Saline African Lake (L. Chilwa, Malawi). — Hydrobiologia **34** (3—4): 401—413

MCLACHLAN, A. J. & MCLACHLAN, S. M. 1971: Benthic Fauna and Sediments in the Newly Created Lake Kariba (Central Africa). — Ecology **52** (5): 800—809

OLIVER, D. R. 1977: *Bicinctus*-Group of the Genus *Cricotopus* Van der Wulp (Diptera: Chironomidae) in the Nearctic with a Description of a New Species. — J. Fish. Res. Board Can. **34** (1): 98—104

PAGAST, F. 1931: Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-Sees in Kurland. — Folia Zool. et Hydrobiol. III (2): 199—248

PETR, T. 1970: Chironomidae (Diptera) from Light Catches on the Man-Made Lake in Ghana. — Hydrobiologia **35** (3—4): 449—468

— — 1971: Establishments on chironomids in a large tropical man-made lake. — Can. Ent. **103** (3): 380—385

— — 1972: Benthic fauna of a tropical man-made lake (Volta Lake, Ghana 1965—68). — Arch. Hydrobiol. **70** (4): 484—533

REISS, F. 1968: Ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden des Bodensees. Ein Beitrag zur lakustrischen Chironomidenfauna des nördlichen Alpenvorlandes. — Arch. Hydrobiol. **64** (2+3): 176—323

— — 1976: Die Benthoszoozönosen zentralamazonischer Varzeaseen und ihre Anpassungen an die jahresperiodischen Wasserstandsschwankungen. — Biogeographica **7**: 125 bis 135

REISS, F. & FITTKAU, E. J. 1971: Taxonomie und Ökologie europäisch verbreiteter *Tany-*

*tarsus*-Arten (Chironomidae, Diptera). — Arch. Hydrobiol./Suppl. **40** (1/2): 75 bis 200

Ringe, F. 1974: Chironomiden-Emergenz 1970 in Breitenbach und Rohrwiesenbach. Schlitzer produktionsbiologische Studien (10). — Arch. Hydrobiol./Suppl. **45** (2/3): 212—304

Roback, S. S. 1971: The Subfamily Tanypodinae in North America. — Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **17**: 1—410

Saether, O. A. 1969: Some Nearctic Podonominae, Diamesinae, and Orthocladiinae. — Fish. Res. Bd. Can. Bull. **170**: 1—154

— — 1973: Four Species of *Bryophaenocladius* Thien., With Notes on Other Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). — Can. Ent. **105**: 51—60

— — 1975: Twelve New Species of *Lymnophyes* Eaton, With keys to Nearctic males of the Genus (Diptera: Chironomidae). — Can. Ent. **107**: 1029—1056

— — 1976: Revision of *Hydrobaenus, Trissocladius, Zalutschia, Paratrissocladius,* and some related genera (Diptera: Chironomidae). — Bull. Fish. Res. Bd. Can. **195**: 1 bis 287

— — 1977: Taxonomic studies on Chironomidae: *Nanocladius, Pseudochironomus,* and the *Harnischia* complex. — Bull. Fish. Res. Bd. Can. **196**: 1—144

Schlee, D. 1968: Vergleichende Merkmalsanalyse zur Morphologie und Phylogenie der *Corynoneura*-Gruppe (Diptera, Chironomidae). — Stuttg. Beitr. Naturk. **180**: 1—150

Schreiber, H. 1974: Arten- und Endemitenreichtum neotropischer Biome und „Biogeographie und ökologische Landschaftsforschung in Südamerika". — Mitt. **6** aus der Biogeographischen Abteilung des Geographischen Instituts der Universität des Saarlandes

Scott, K. M. F. 1958: Hydrobiological Studies on the Great Berg River, Western Cape Province. — Trans. Roy. South-Afr. **35** (3): 277—298

— — 1967: The Larval and Pupal Stages of the Midge *Tanytarsus (Rheotanytarsus) fuscus* Freeman (Diptera: Chironomidae). — J. ent. Soc. sth. Afr. **30** (2): 174—184

Siebert, M. 1976: Chironomiden — Emergenz am Breitenbach (1971). (Ein Vergleich der Jahrgänge 1970/1971). — Unveröffentl. Manuskript, Max-Planck-Institut für Limnologie, Schlitz.

Sioli, H. 1975: Tropical Rivers as Expressions of Their Terrestrial Environments. — In: Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research. Springer Verlag, New York — Berlin.

Statzner, B. 1975: Zur Longitudinalzonierung eines zentralafrikanischen Fließgewässersystems unter besonderer Berücksichtigung der Köcherfliegen (Trichoptera, Insecta). — Arch. Hydrobiol. **76** (2): 153—180

— — 1976: Die Köcherfliegen-Emergenz (Trichoptera, Insecta) aus dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. — Arch. Hydrobiol. **78** (1): 102—137

Strenzke, K. 1950: Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. — Arch. Hydrobiol. Suppl. **18**: 207—414

Viets, K. O. & Böttger, K. 1974: Zur Systematik und Ökologie rheophiler Hydrachnellae (Acari) Zentralafrikas. Teil I. — Acarologica **XVI** (1): 106—159

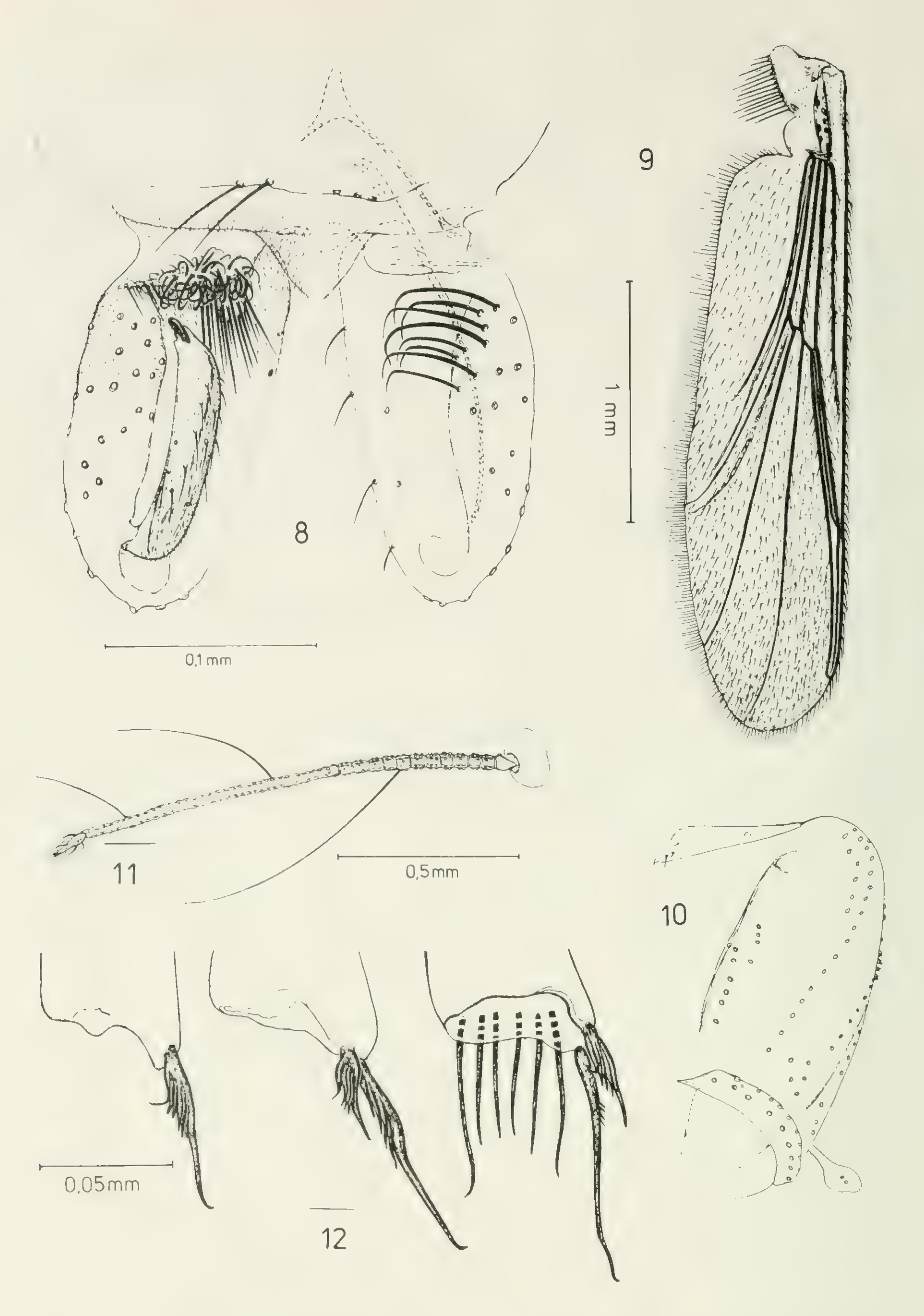
Walker, F. 1848a: List of the specimens of dipterous insects in the collection of the British Museum, London. — **1**, 1—299

Wülker, W. 1957b: Über die Chironomiden der Parakiefferiella-Gruppe (Diptera: Tendipedidae: Orthocladiinae). — Beitr. Ent. **7**, 411—429

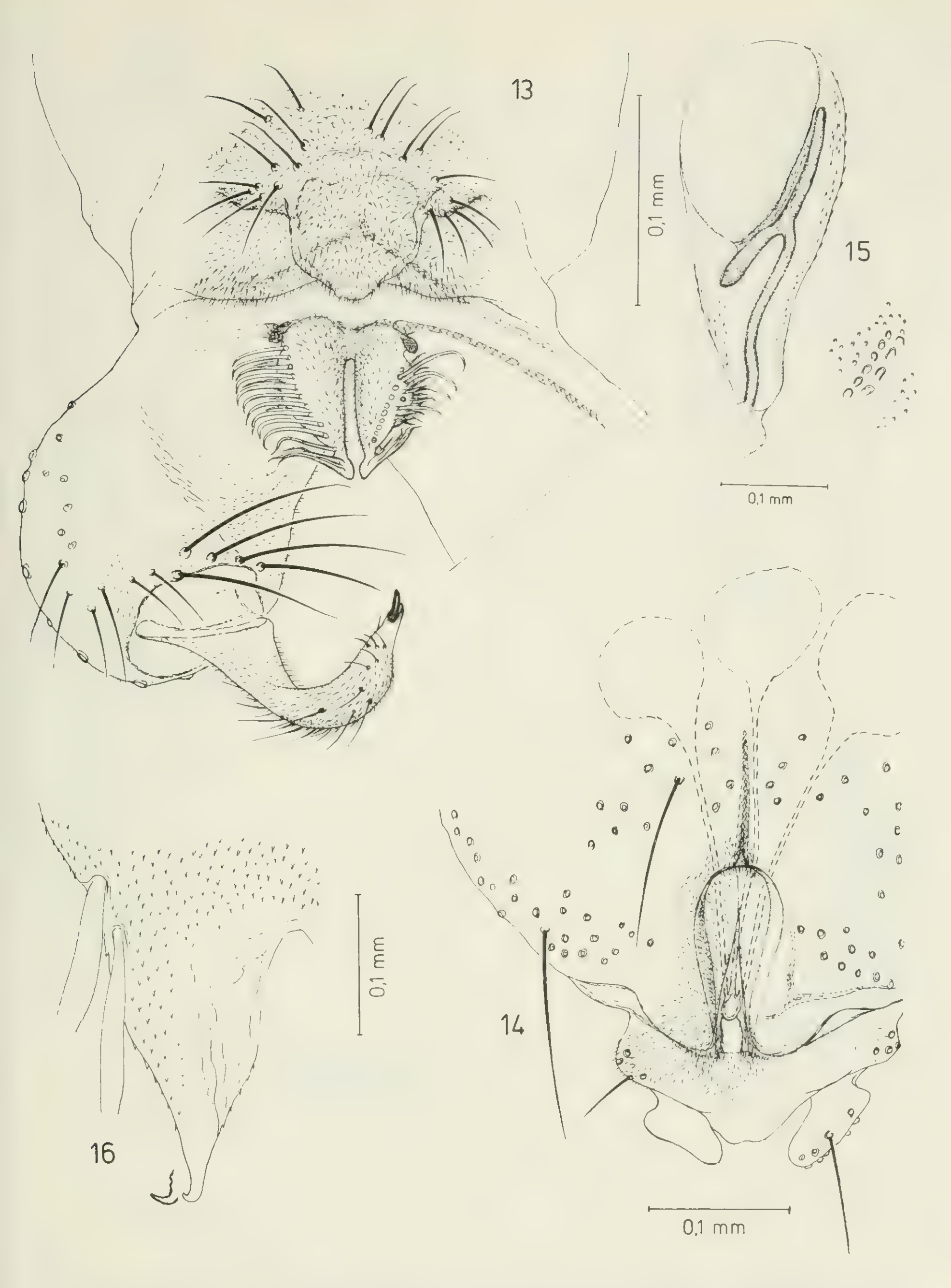
Zwick, P. 1975: Critical notes on a proposed method to estimate production. Schlitzer produktionsbiologische Studien (9). — Freshwat. Biol. **5**: 65—70

— — 1976: *Neoperla* (Plecoptera, Perlidae) Emerging from a Mountain Stream in Central Africa. Schlitzer produktionsbiologische Studien (19). — Int. Revue ges. Hydrobiol. **61** (5): 683—697

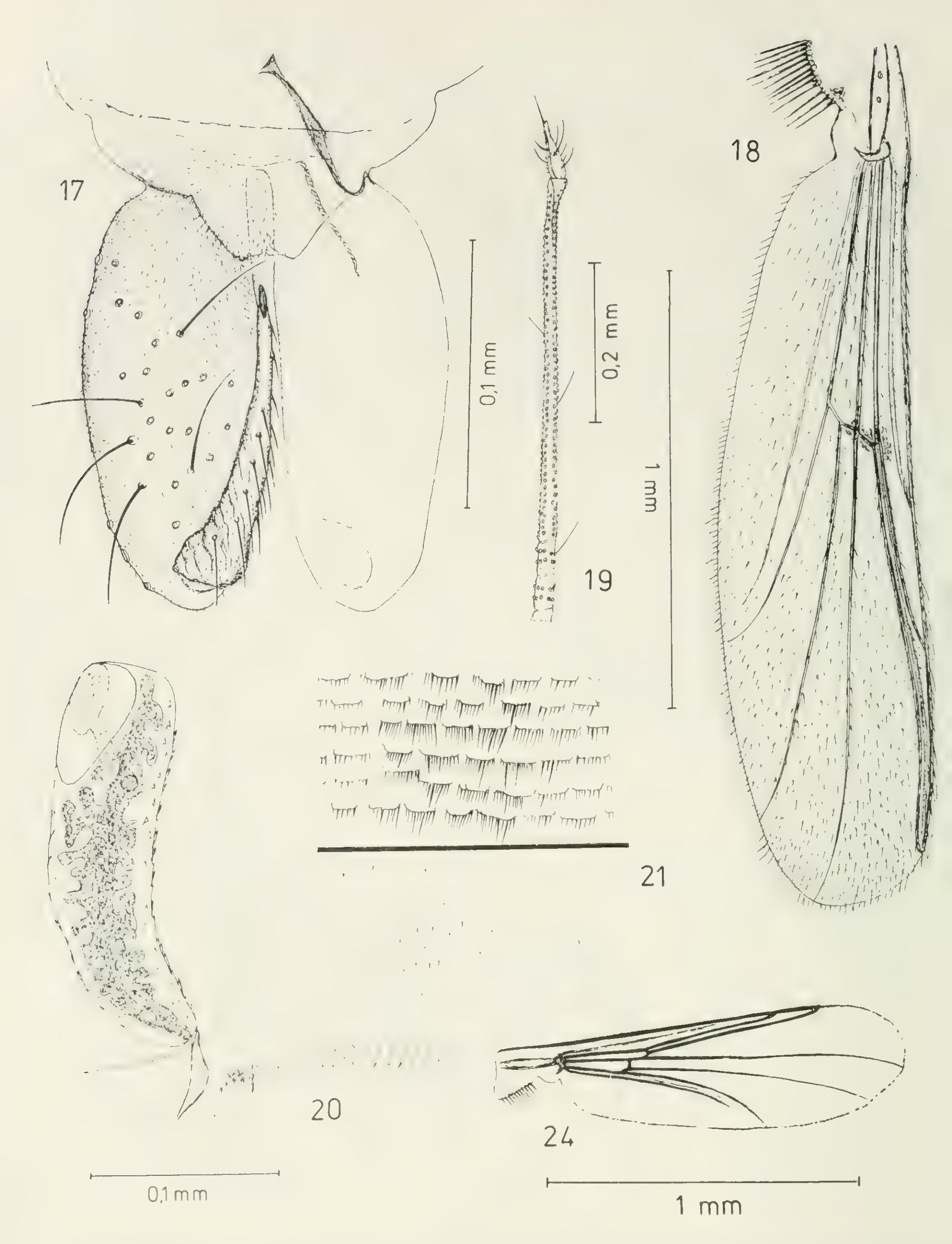
# Abbildungen und Tafeln



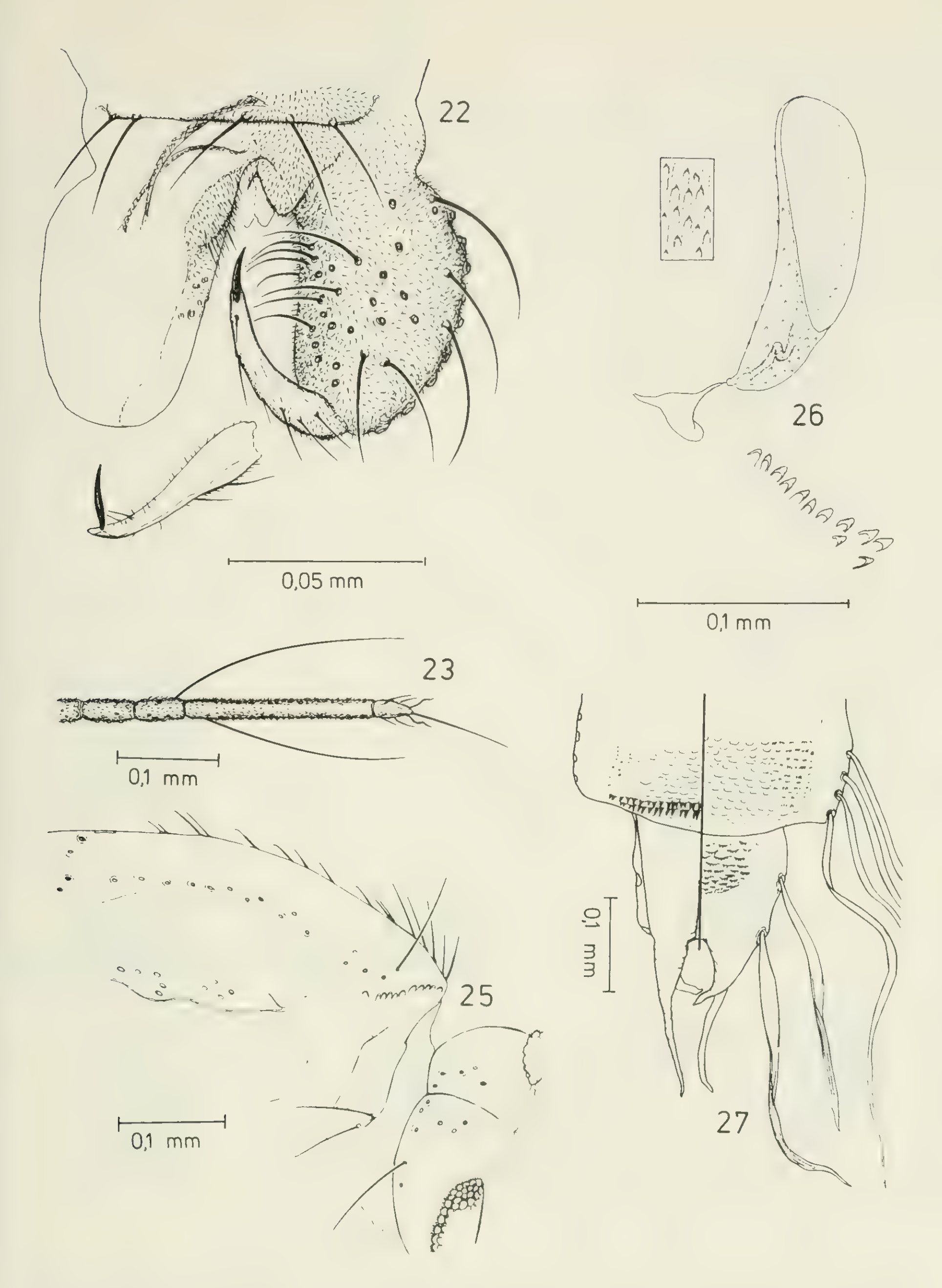

*Cantopelopia robacki* Abb. 8 Hypopygium ♂, dorsal; 9 Flügel ♂; 10 Thoraxbeborstung (hier nur die Borstenbasen dargestellt) der Imago ♂; 11 Antenne ♂ (Beborstung nur zum Teil dargestellt); 12 Tibialsporne ♂.



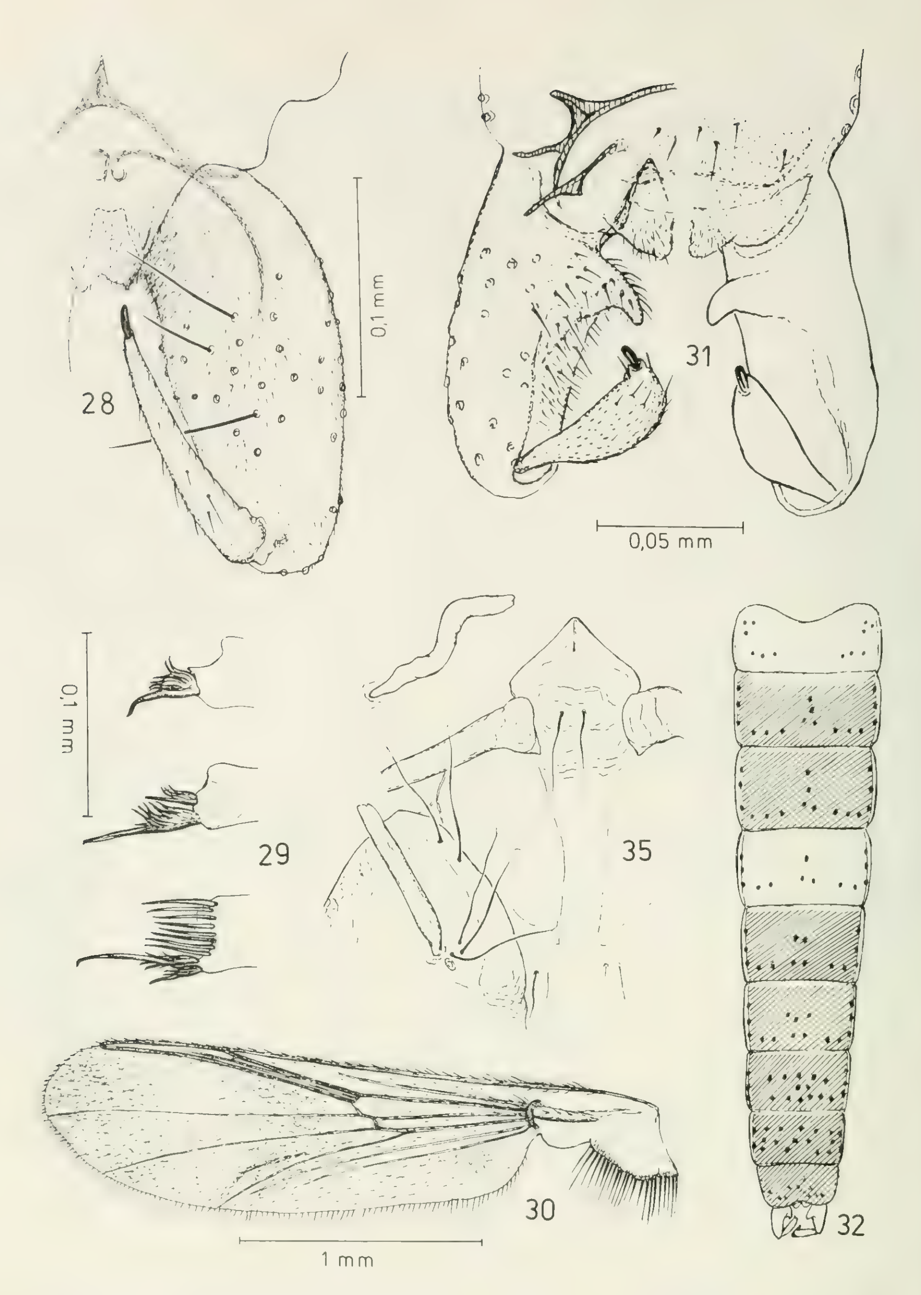

*Conchapelopia zairensis* Abb. 13 Hypopygium ♂, dorsal; 14 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventral; 15 Prothorakalhorn der Puppe; 16 Analflossenzipfel der Puppe.



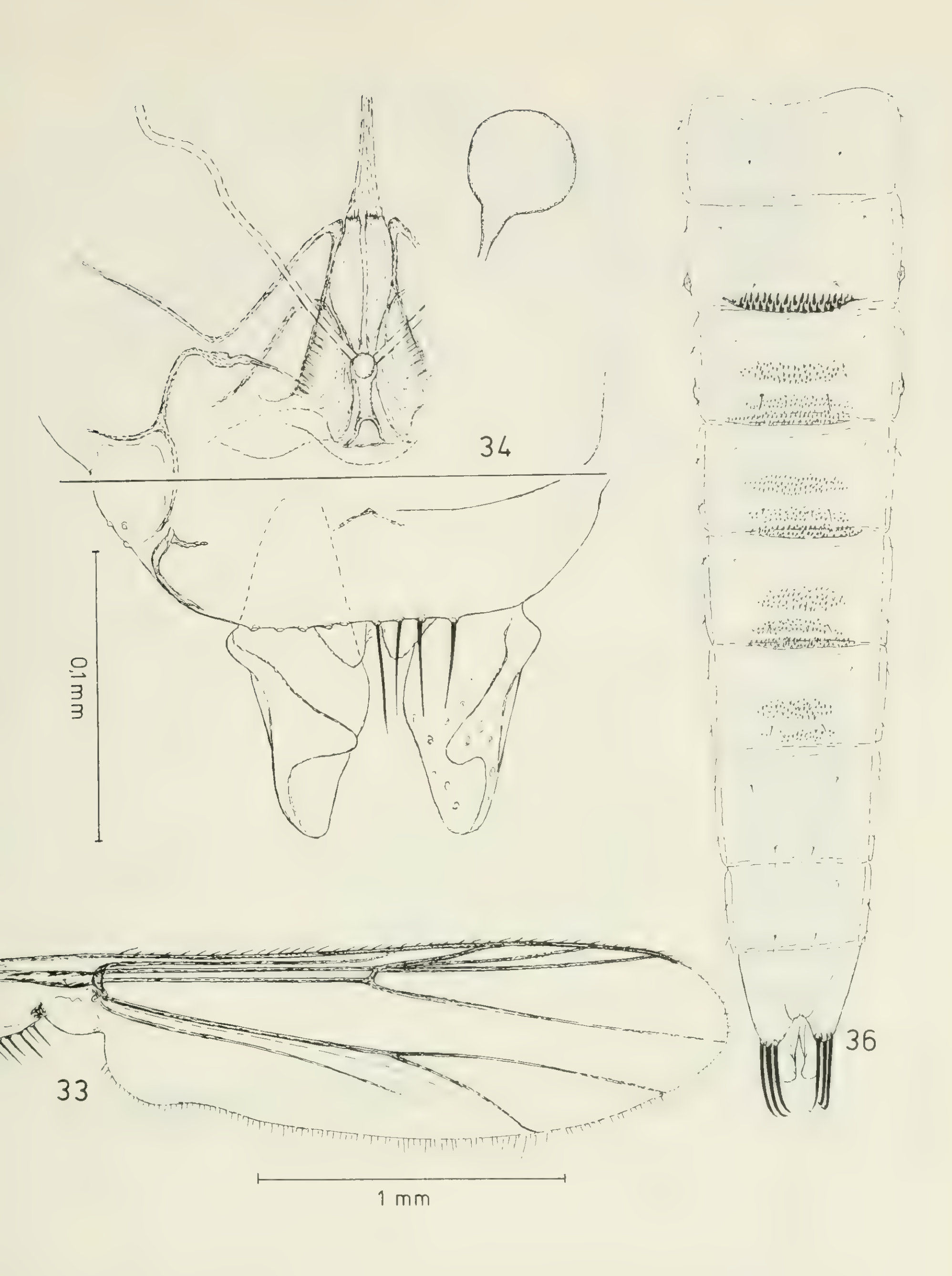

*Larsia africana* Abb. 17 Hypopygium ♂, dorsal; 18 Flügel ♂; 19 distale Antennenglieder ♂; 20 Prothorakalhorn der Puppe; 21 Spitzenchagrin (medianer Bereich) von Sternit II (oben) und Sternit III (unten) der Puppenhaut ♂ – *Nilotanypus comatus* Abb. 24 Flügel ♂.



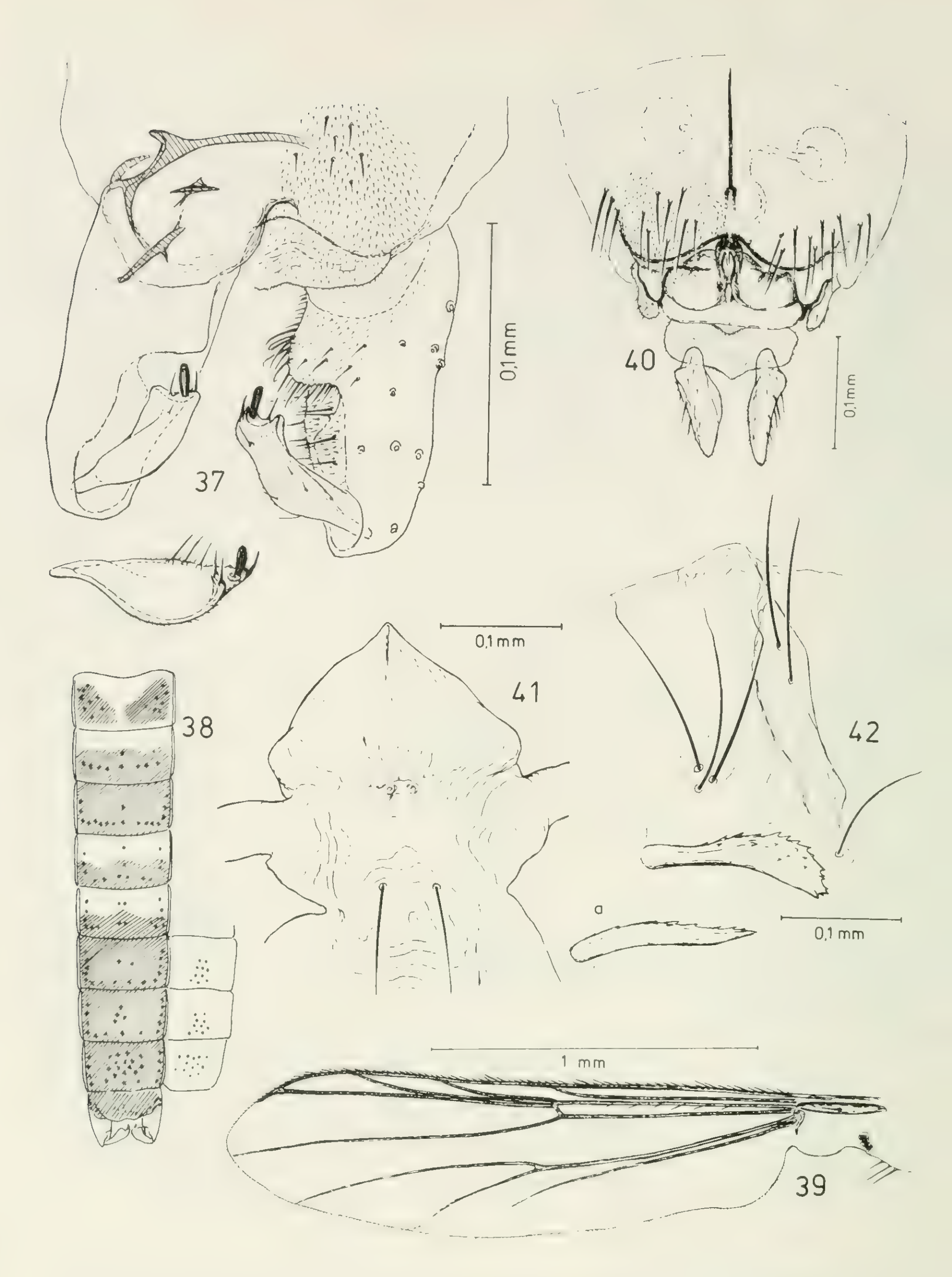

*Nilotanypus comatus* Abb. 22 Hypopygium ♂, dorsal; 23 distaler Bereich der Antenne ♂; 25 dorsale Bereiche des Kopfes und des Thorax ♂; 26 Prothorakalhorn der Puppe mit vergrößertem Ausschnitt des Spitzenchagrins; 27 Puppe ♂, Segmente VIII und IX.



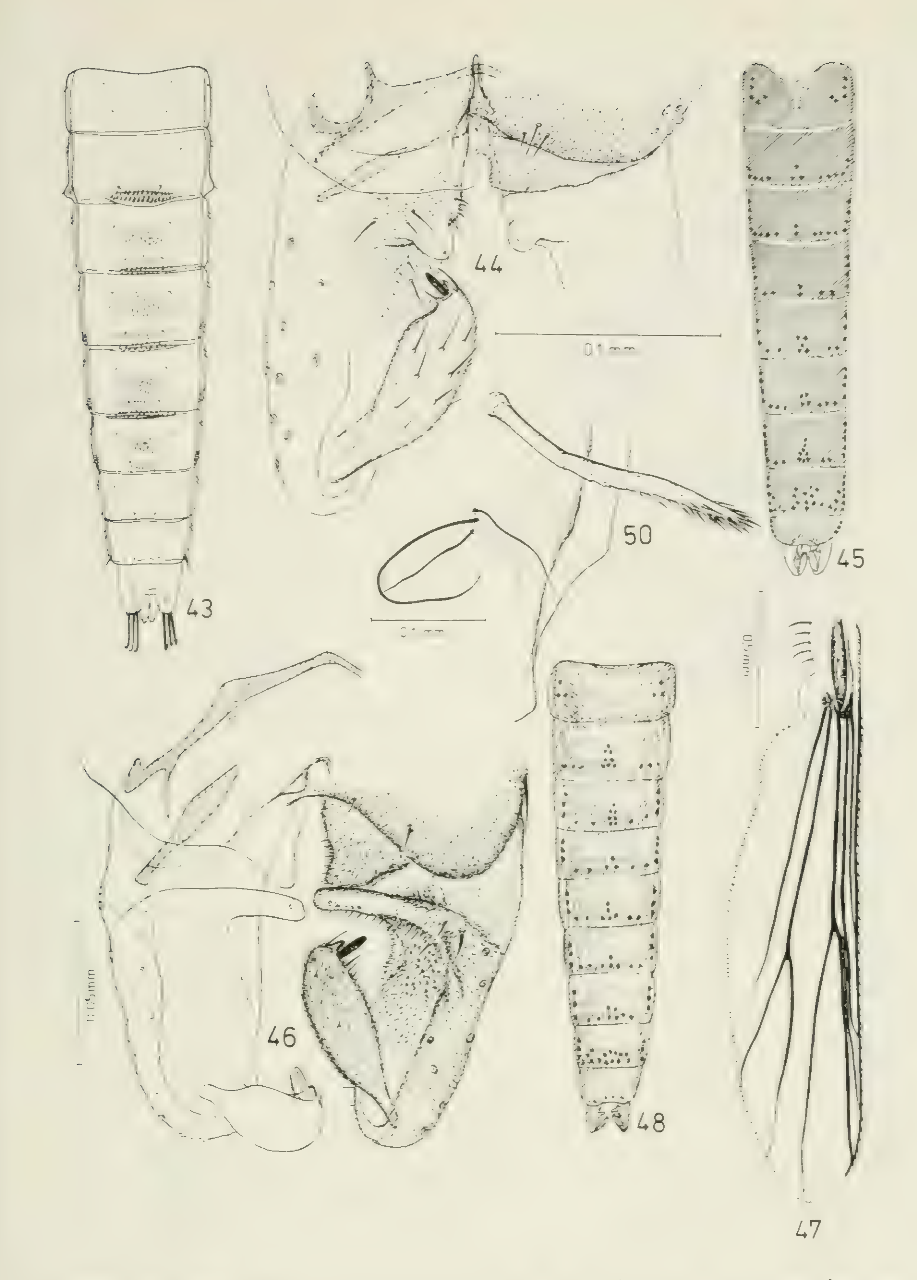

*Paramerina* sp. 1 Abb. 28 Hypopygium ♂, dorsal; 29 Tibialsporne; 30 Flügel ♂ – *Cricotopus albitibia* Abb. 31 Hypopygium ♂, dorsal; 32 Abdominaltergite, ihre Beborstung und Färbung (Imago ♂, schematisch); 35 Kopf- und Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn (oben links separate Darstellung des Prothorakalhornes).



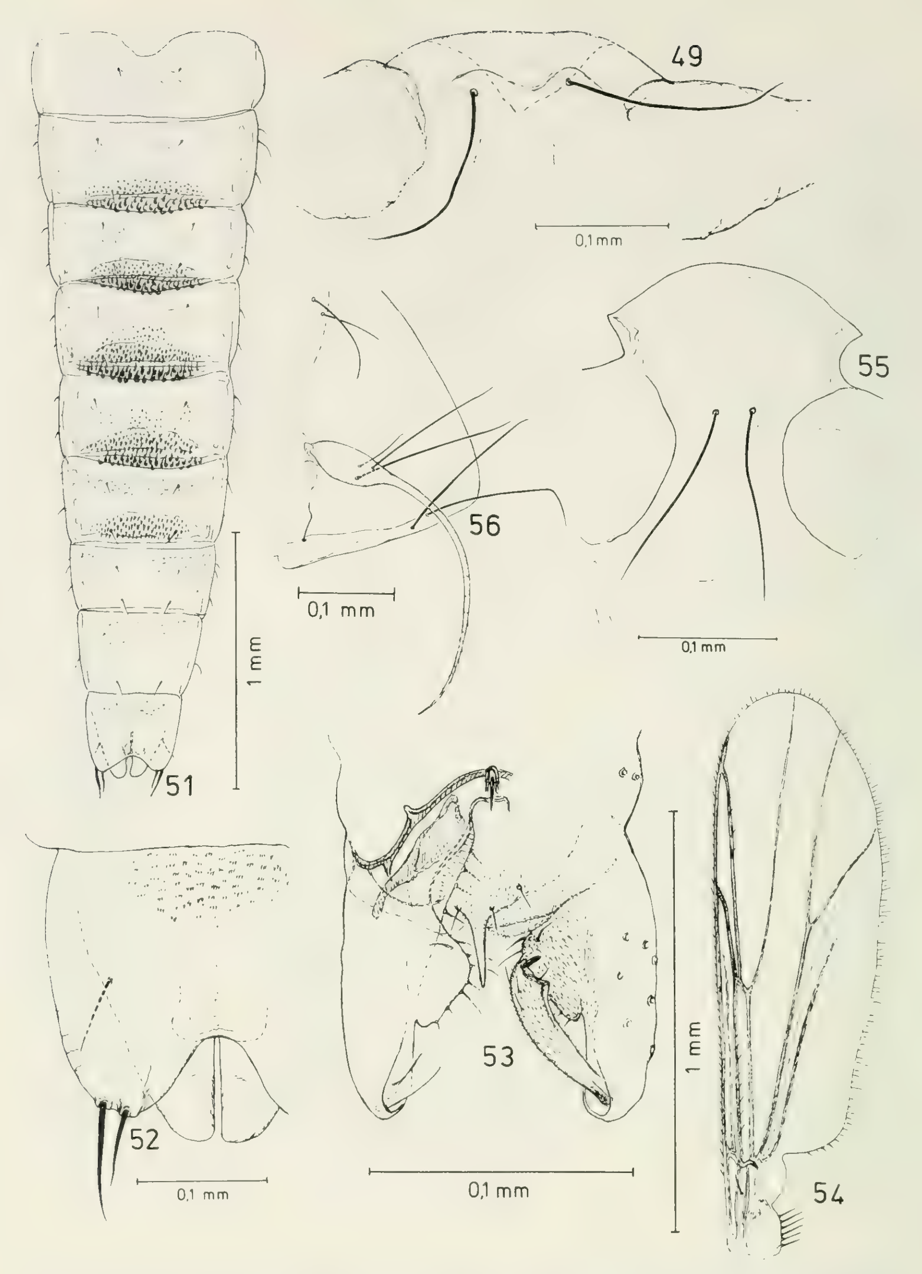

*Cricotopus albitibia* Abb. 33 Flügel ♂; 34 Spermatheke und äußere Genitalien des ♀ (oberer Bereich ventral, unterer Bereich dorsal); 36 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂.



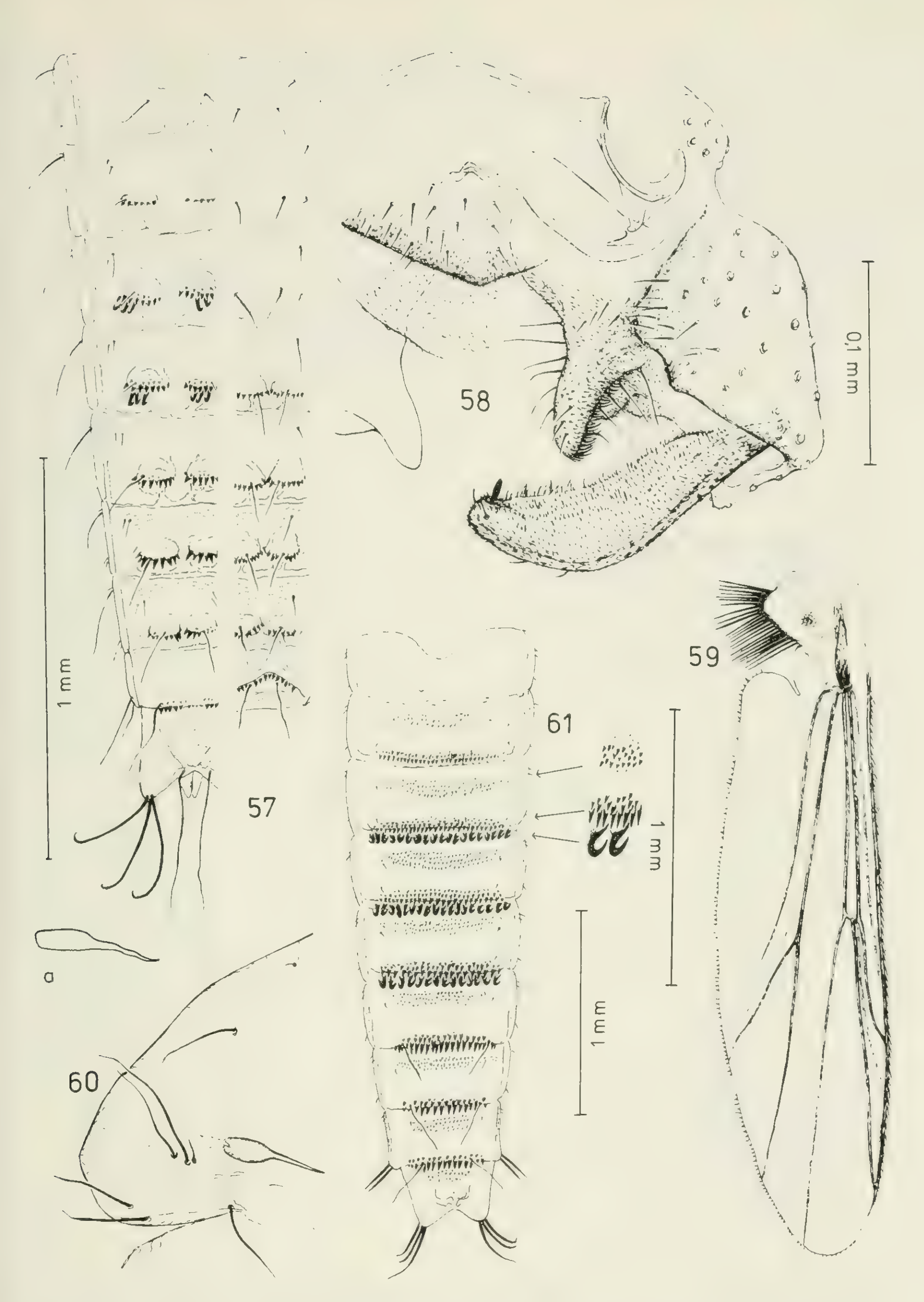

*Cricotopus flavozonatus* Abb. 37 Hypopygium ♂, dorsal; 38 Abdominaltergite, ihre Beborstung und Färbung; rechts Sternite VI–VIII (Imago ♂; schematisch); 39 Flügel ♂; 40 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventral; 41 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 42 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn (a = Prothorakalhorn lateral).



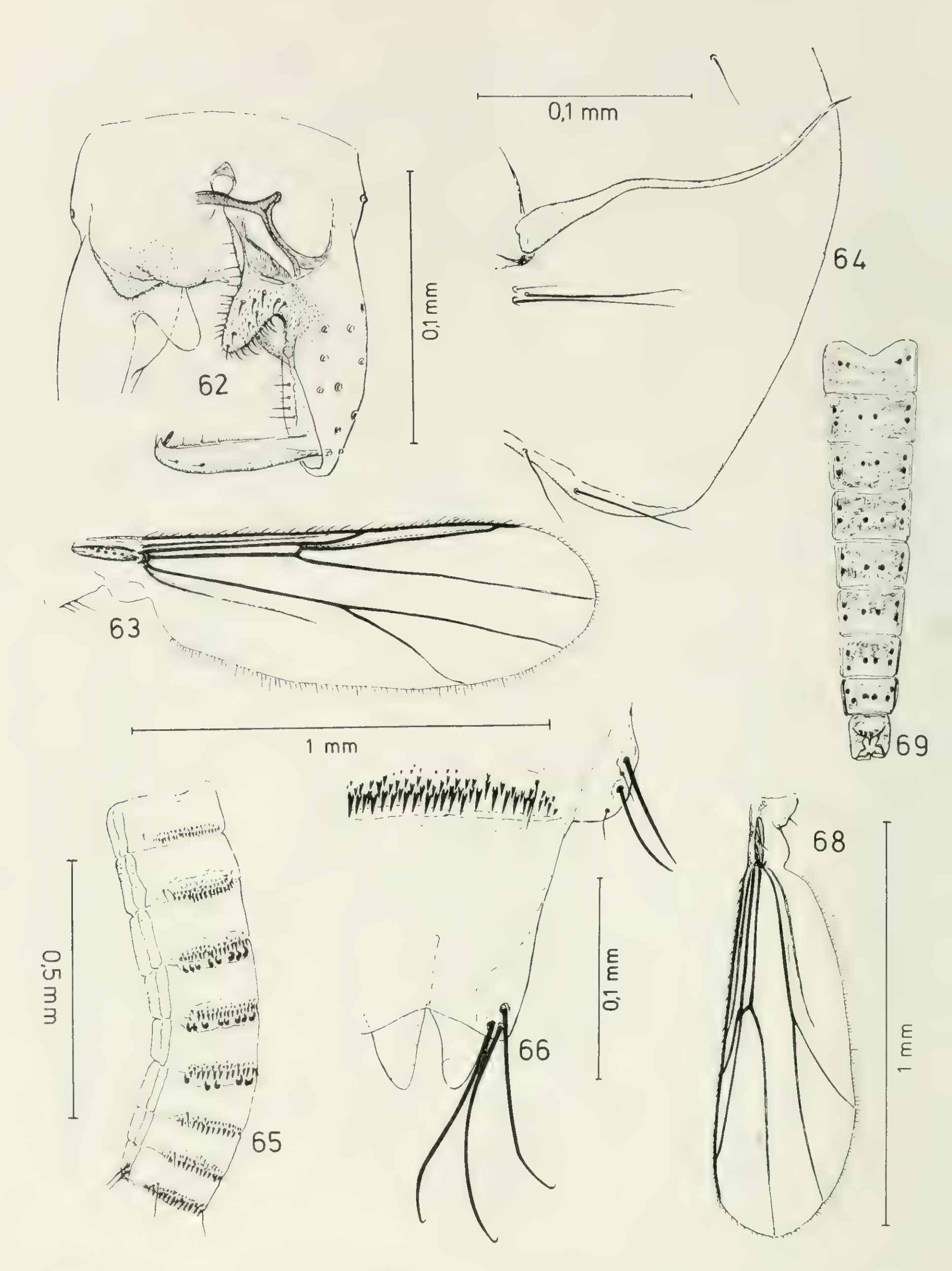

*Cricotopus flavozonatus* Abb. 43 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂ – *Cricotopus harrisoni* Abb. 44 Hypopygium ♂, dorsal; 45 Abdominaltergite, ihre Beborstung und Färbung (Imago ♂; schematisch) - *Cricotopus kisantuensis* Abb. 46 Hypopygium ♂, dorsal; 47 Flügel ♂; 48 Abdominaltergite, ihre Beborstung und Färbung (Imago ♂; schematisch); 50 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn.



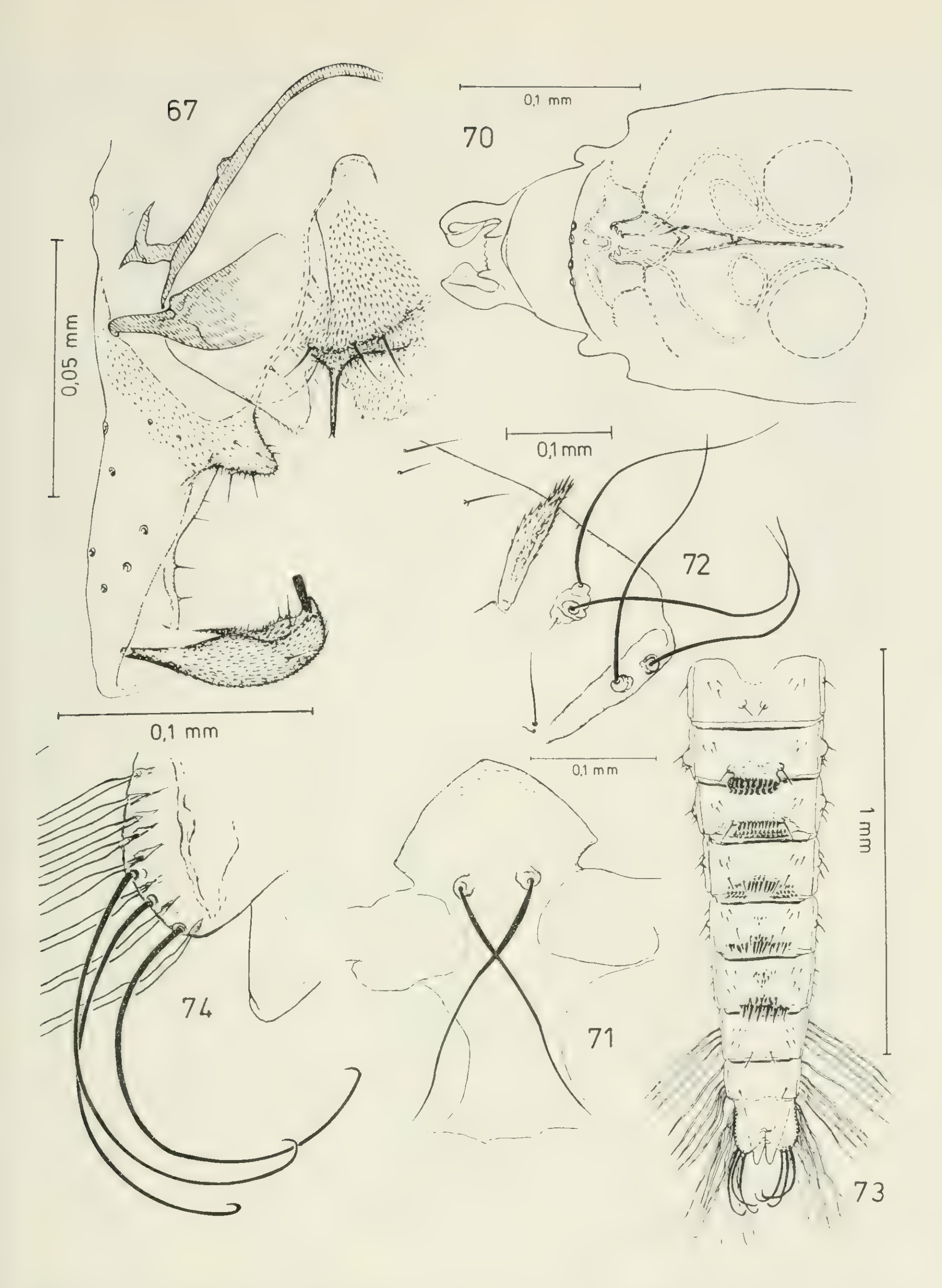

*Cricotopus kisantuensis* Abb. 49 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 51 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂; 52 Abdominalsegment IX der Puppenhaut ♂, dorsal – *Eukiefferiella calvescens* Abb. 53 Hypopygium ♂, dorsal; 54 Flügel ♂; 55 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 56 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn.



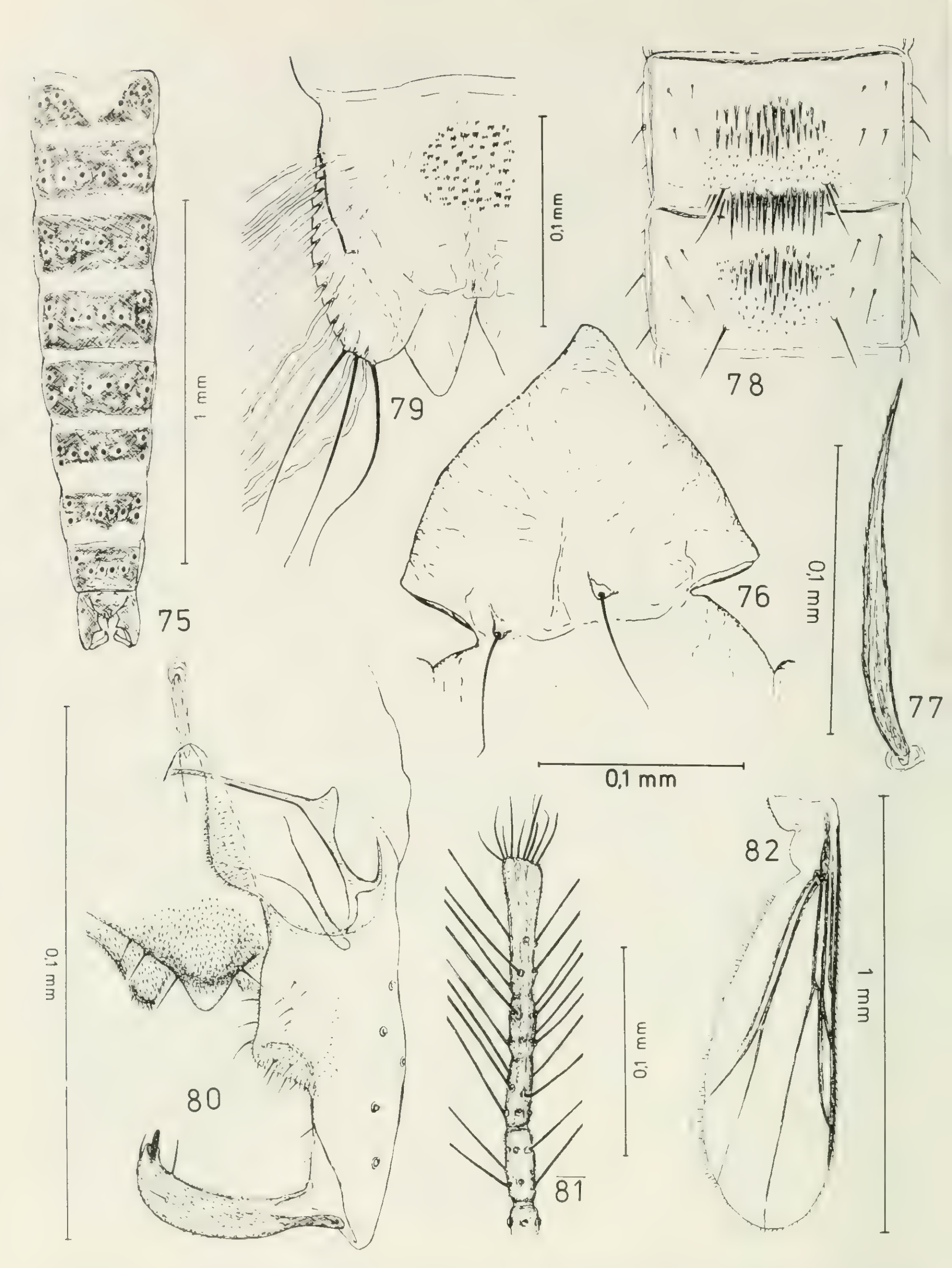

*Eukiefferiella calvescens* Abb. 57 Abdominalsegmente der Puppenhaut ♂ (links dorsal, rechts ventral) – *Eukiefferiella hessi* Abb. 58 Hypopygium ♂, dorsal; 59 Flügel ♂; 60 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn und dessen Variation (a); 61 Abdominaltergite der Puppenhaut.



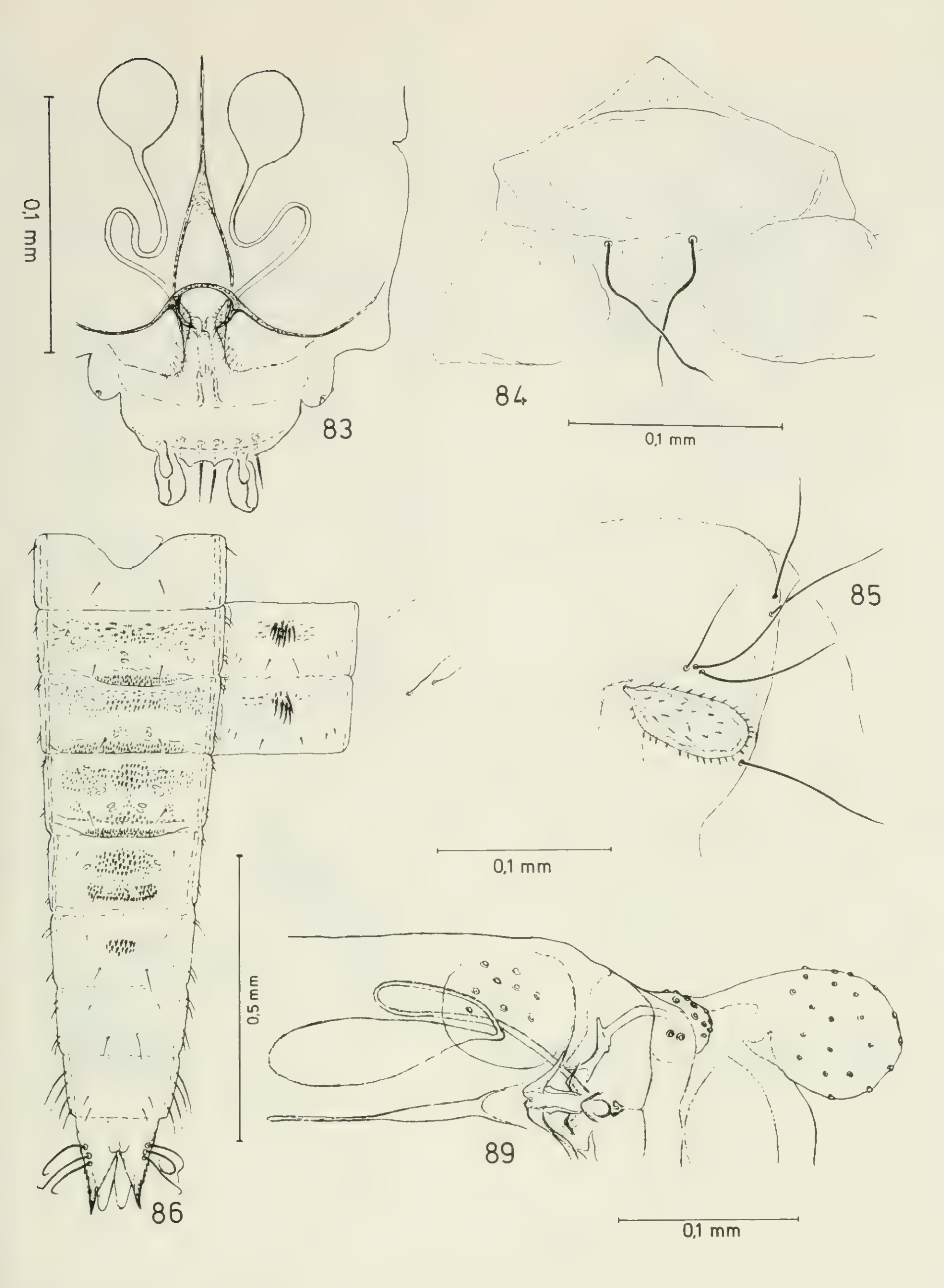

*Eukiefferiella kivuensis* Abb. 62 Hypopygium ♂, dorsal; 63 Flügel ♂; 65 Abdomen der Puppenhaut ♂ (Segmente I–VIII, dorso-lateral); 66 Segmente VIII und IX der Puppenhaut ♂, dorsal; 64 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn – *Nanocladius jannae* sp. n. Abb. 68 Flügel ♂; 69 Abdominaltergite der Imago ♂, ihre Beborstung und Färbung (schematisch).



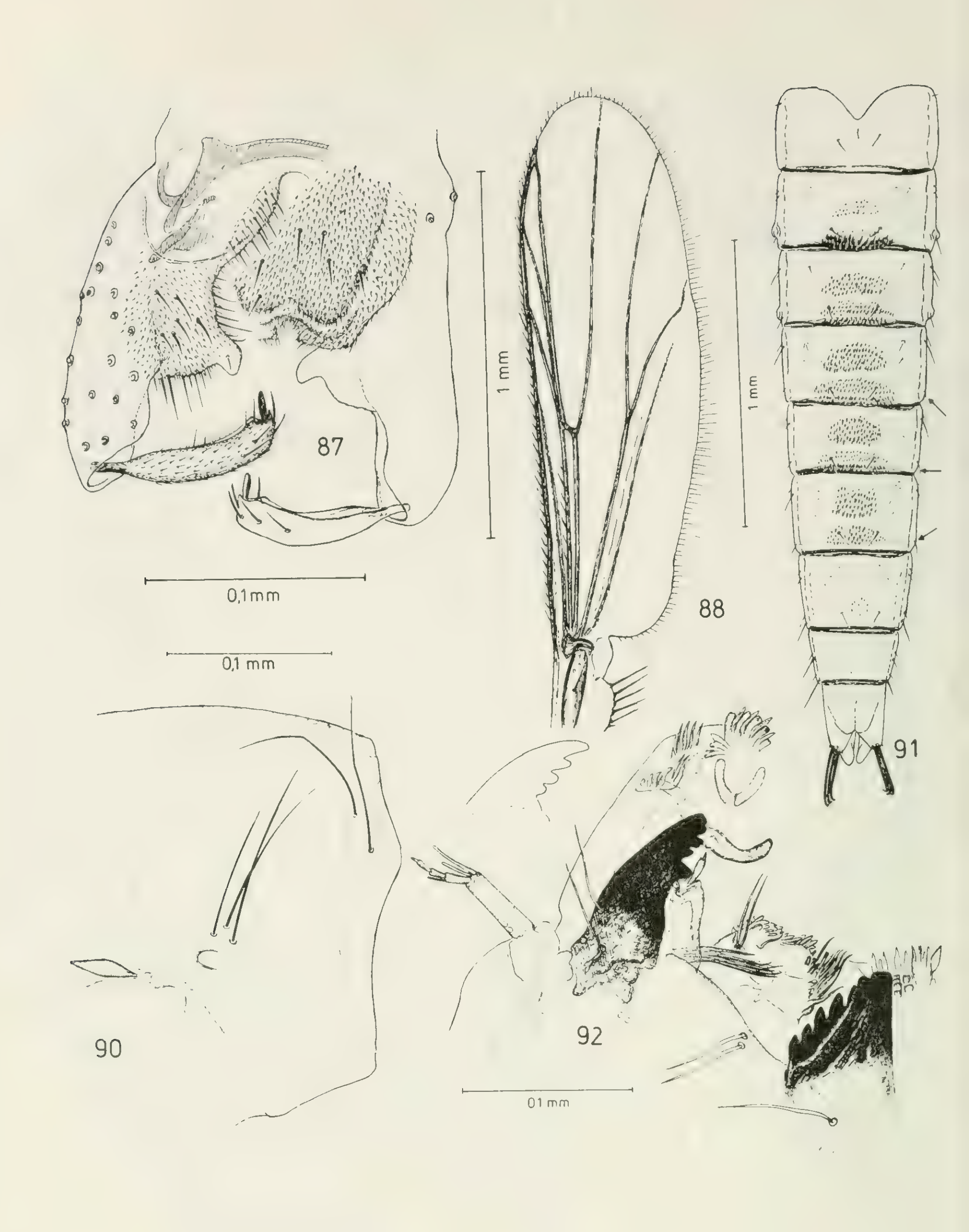

*Nanocladius jannae* Abb. 67 Hypopygium ♂, dorsal; 70 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventral; 71 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 72 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 73 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂; 74 Schwimmplatte der Puppenhaut ♂ (Segment IX).



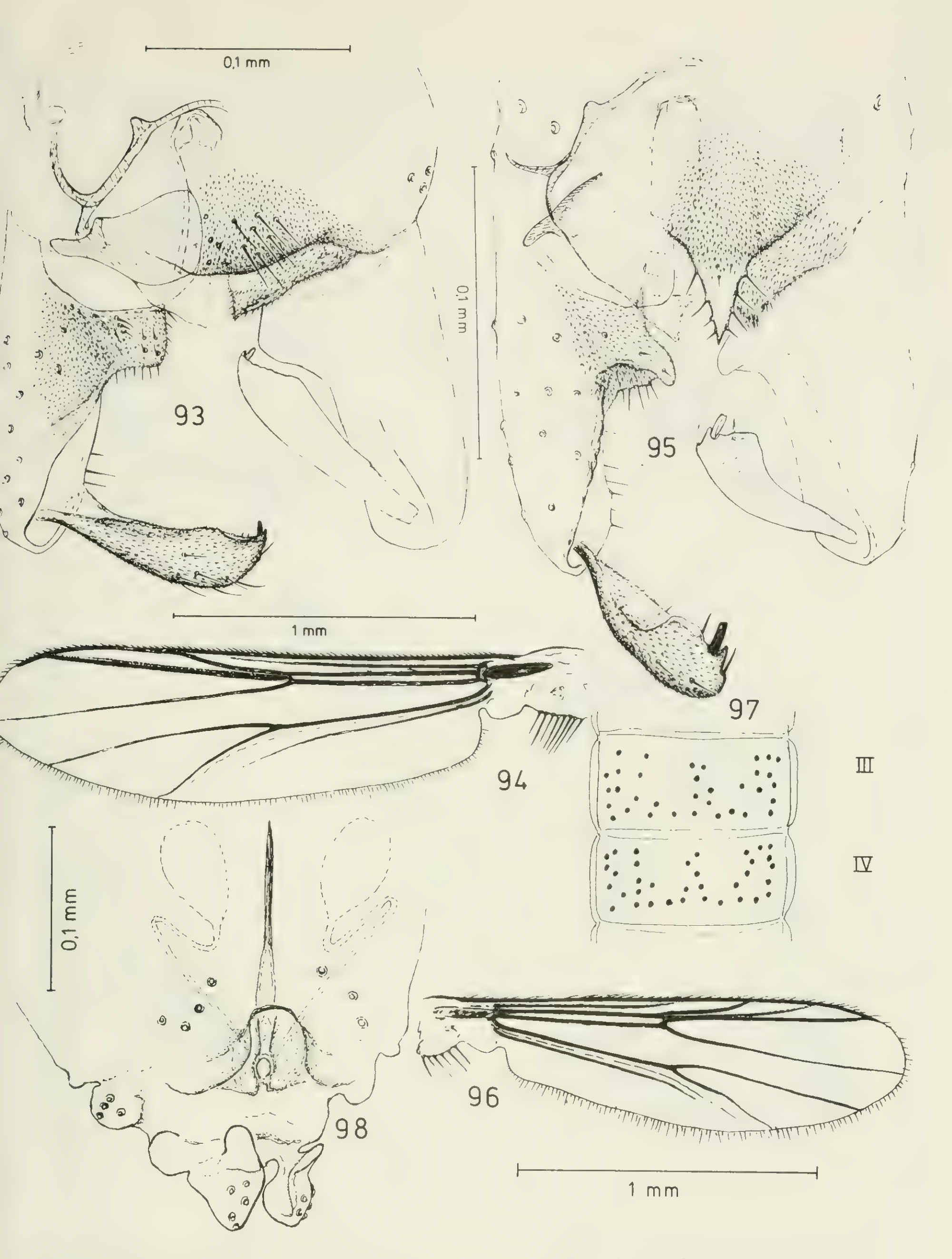

*Nanocladius ortsi* n. sp. Abb. 75 Abdominaltergite der Imago ♂, ihre Beborstung und Färbung (schematisch); 76 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 77 Prothorakalhorn der Puppe; 78 Abdominaltergite V und VI der Puppenhaut ♂; 79 Segment IX der Puppenhaut, dorsal – *Parakiefferiella ephippium* Abb. 80 Hypopygium ♂, dorsal; 81 distale Antennenglieder ♂; 82 Flügel ♂.



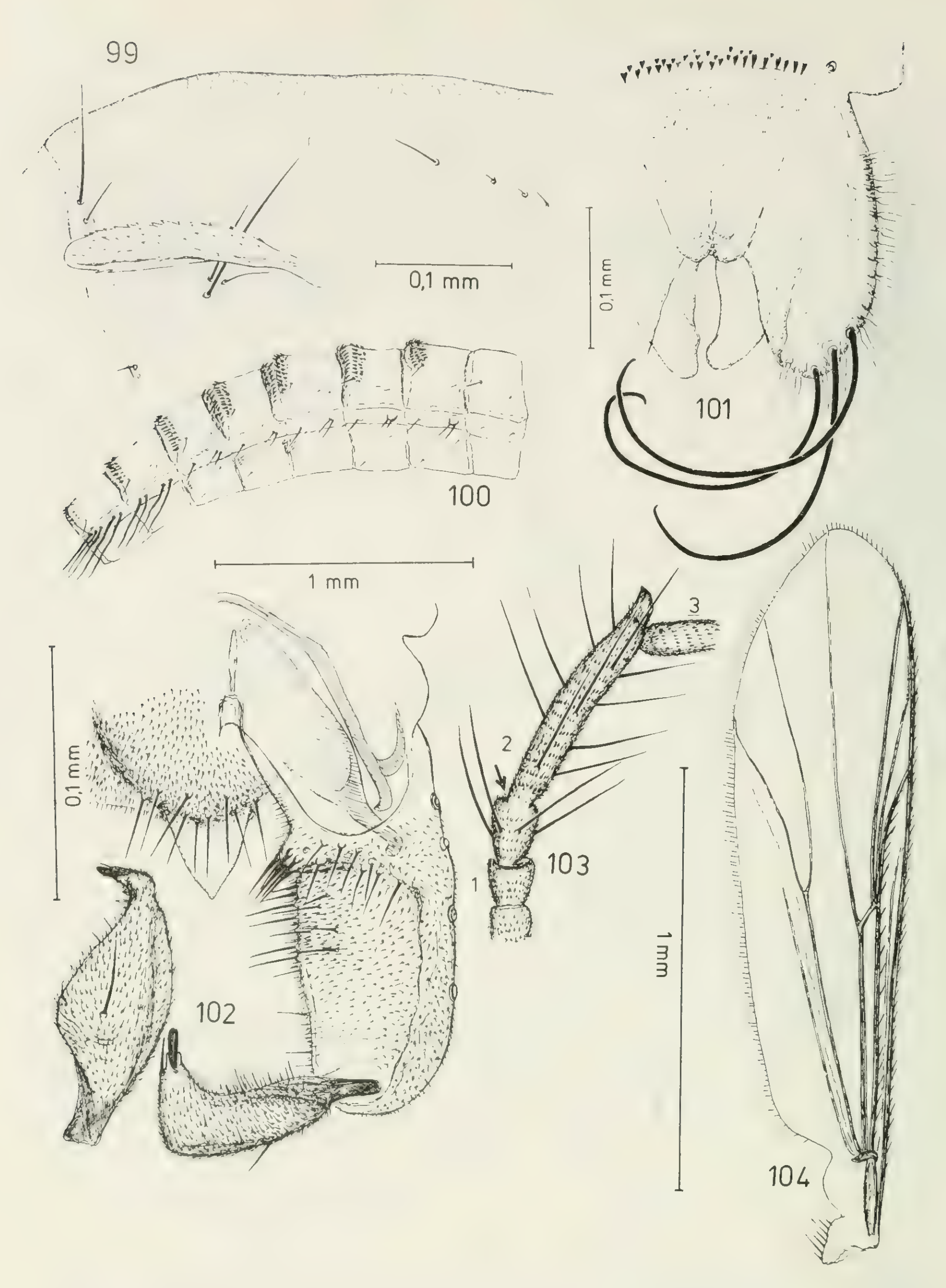

*Parakiefferiella ephippium* Abb. 83 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventral; 84 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 85 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 86 Abdominaltergite sowie Sternite II und III (rechts) der Puppenhaut ♂ – *Paratrichocladius micans* Abb. 89 Spermatheke und äußere Genitalien des ♀, ventral.



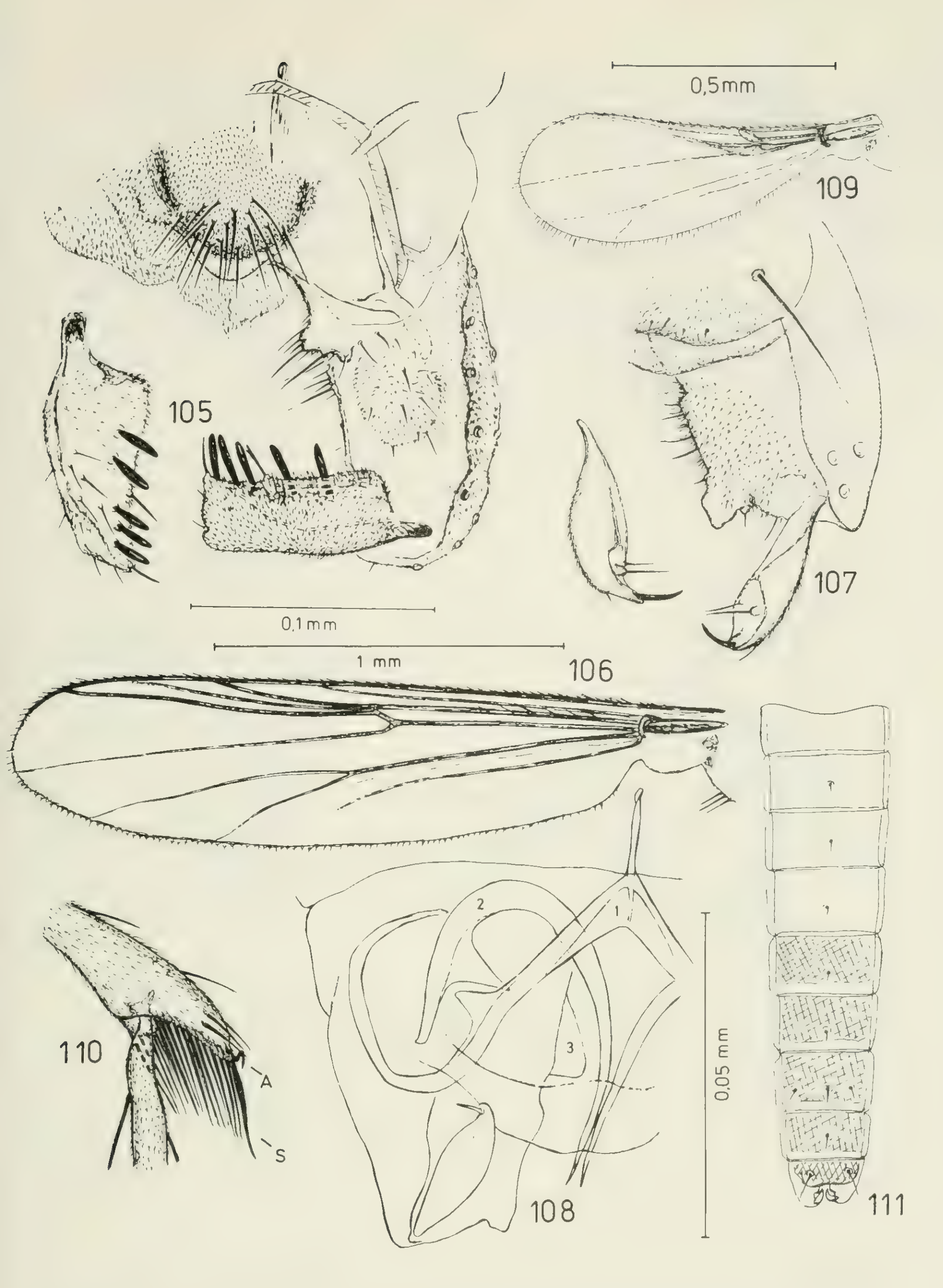

*Paratrichocladius micans* Abb. 87 Hypopygium ♂, dorsal; 88 Flügel ♂; 90 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 91 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂ (einschließlich Pedes spurii); 92 rechte, ventrale Kopfhälfte der Larve mit Hypochilum, Maxille, Mandibel, Antenne und Praemandibel sowie die Mandibel einer jüngeren Larve.



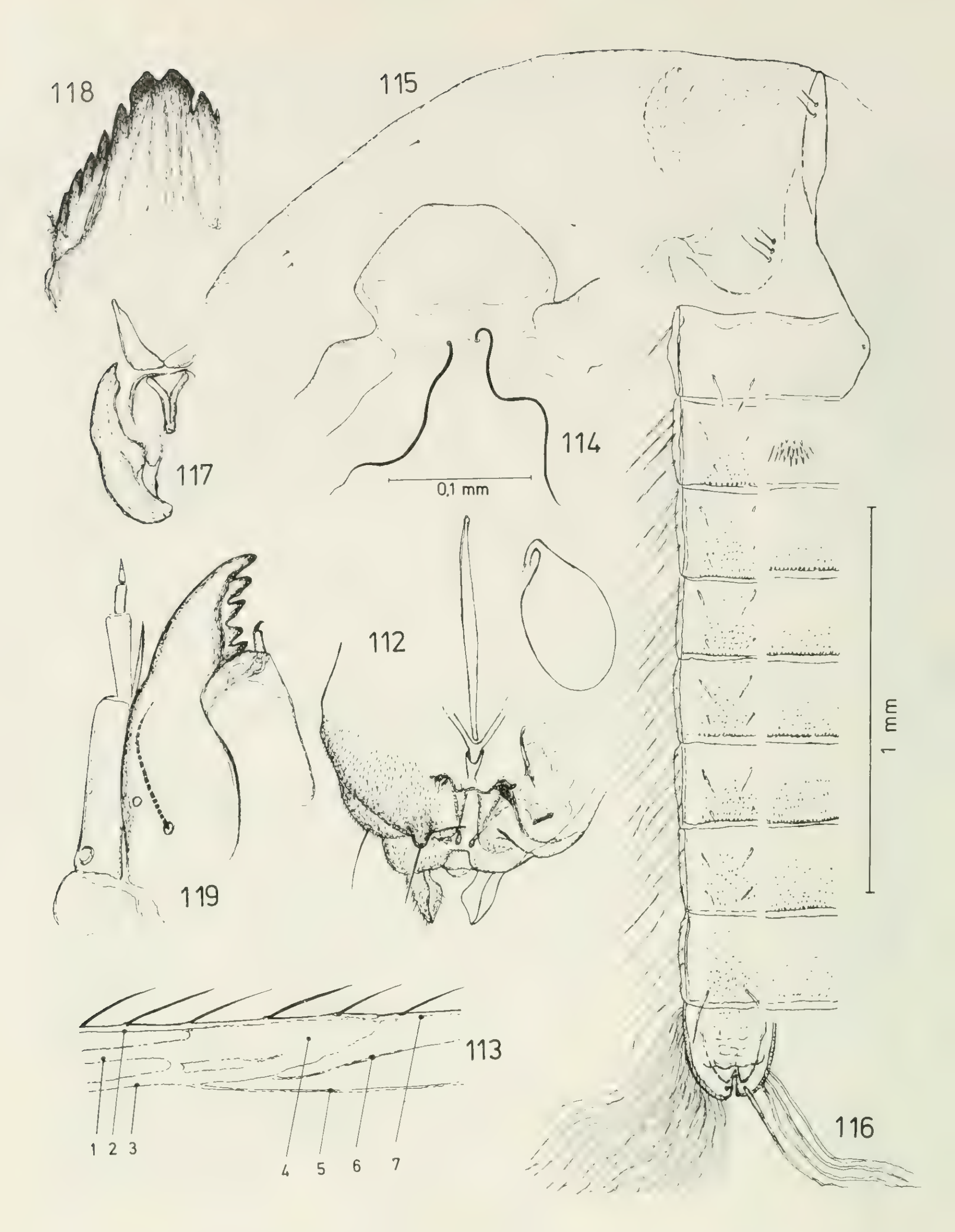

*Paratrichocladius pierretti* Abb. 93 Hypopygium ♂, dorsal; 94 Flügel ♂ – *Rheocricotopus capensis* Abb. 95 Hypopygium ♂, dorsal; 96 Flügel ♂; 97 Beborstung der Abdominaltergite III und IV der Imago ♂ (schematisch); 98 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventral.



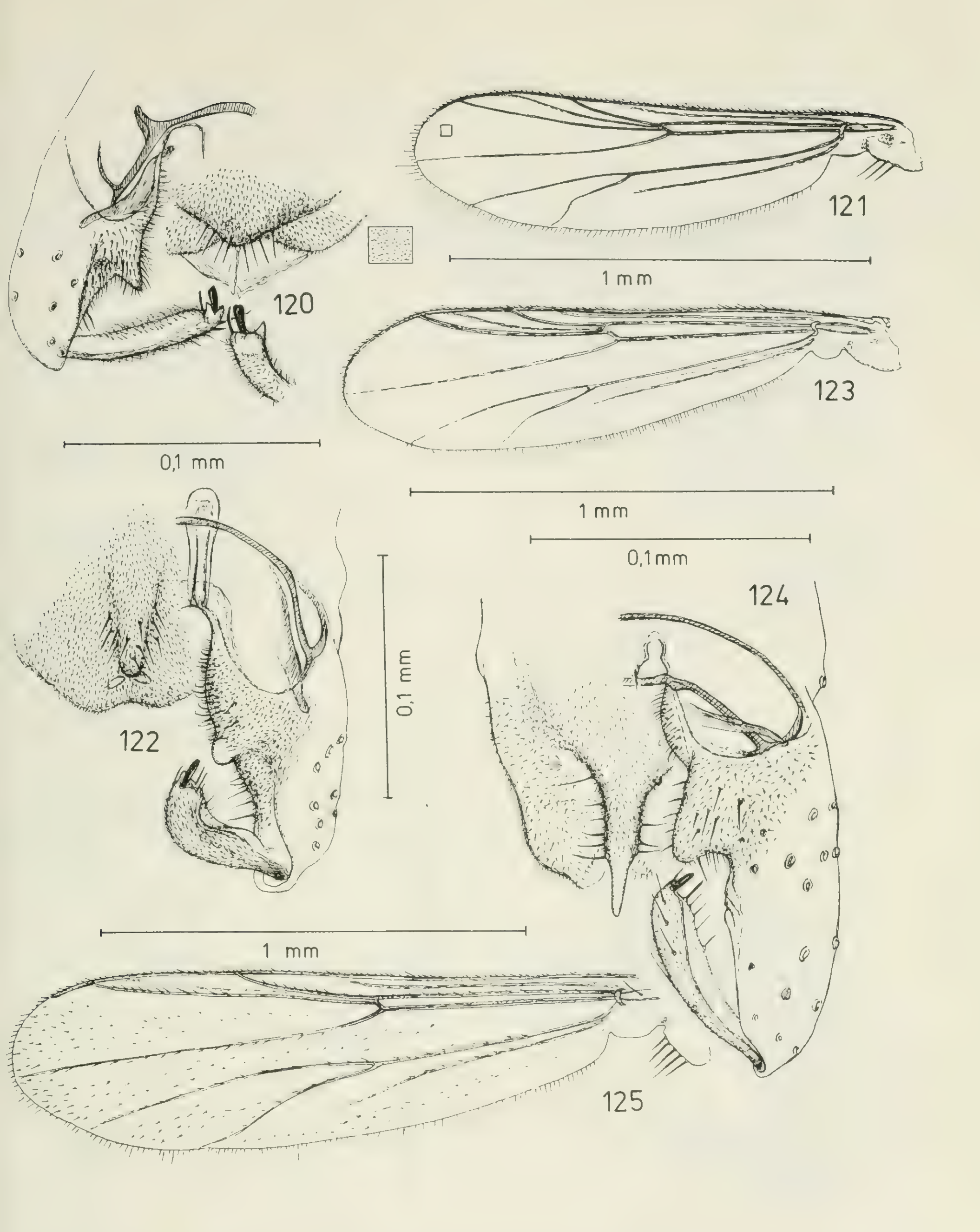

*Rheocricotopus capensis* Abb. 99 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 100 Abdominalsegmente I–VIII der Puppenhaut ♂, lateral; 101 Abdominalsegment IX ♂, dorsal – *Bryophaenocladius brincki* Abb. 102 Hypopygium ♂, dorsal; 103 Palpenglied 2, ♂; 104 Flügel ♂.



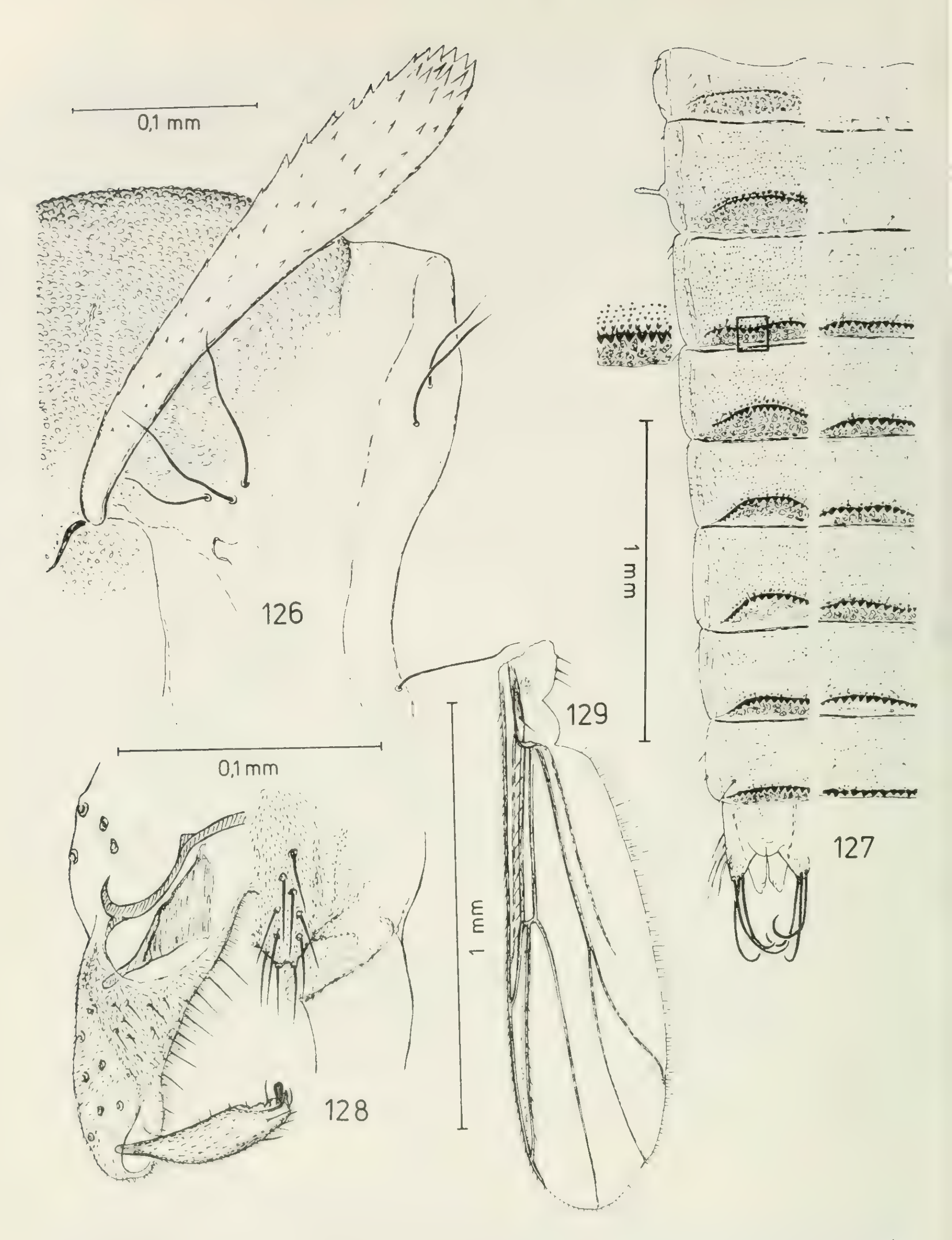

*Bryophaenocladius kalengoensis* Abb. 105 Hypopygium ♂, dorsal; 106 Flügel ♂ – *Corynoneura dewulfi* Abb. 107 Hypopygium ♂, dorsal; 108 Hypopygium ♂ mit Skleritspangen (1 Bogenspange, 2 Hakenspange, 3 dritte Spange); 109 Flügel ♂; 110 distales Ende der $Tibia_3$ ♂ (A s-förmige Borste, S Sporn); 111 Abdominaltergite, ihre Beborstung und Färbung (Imago ♂; schematisch).



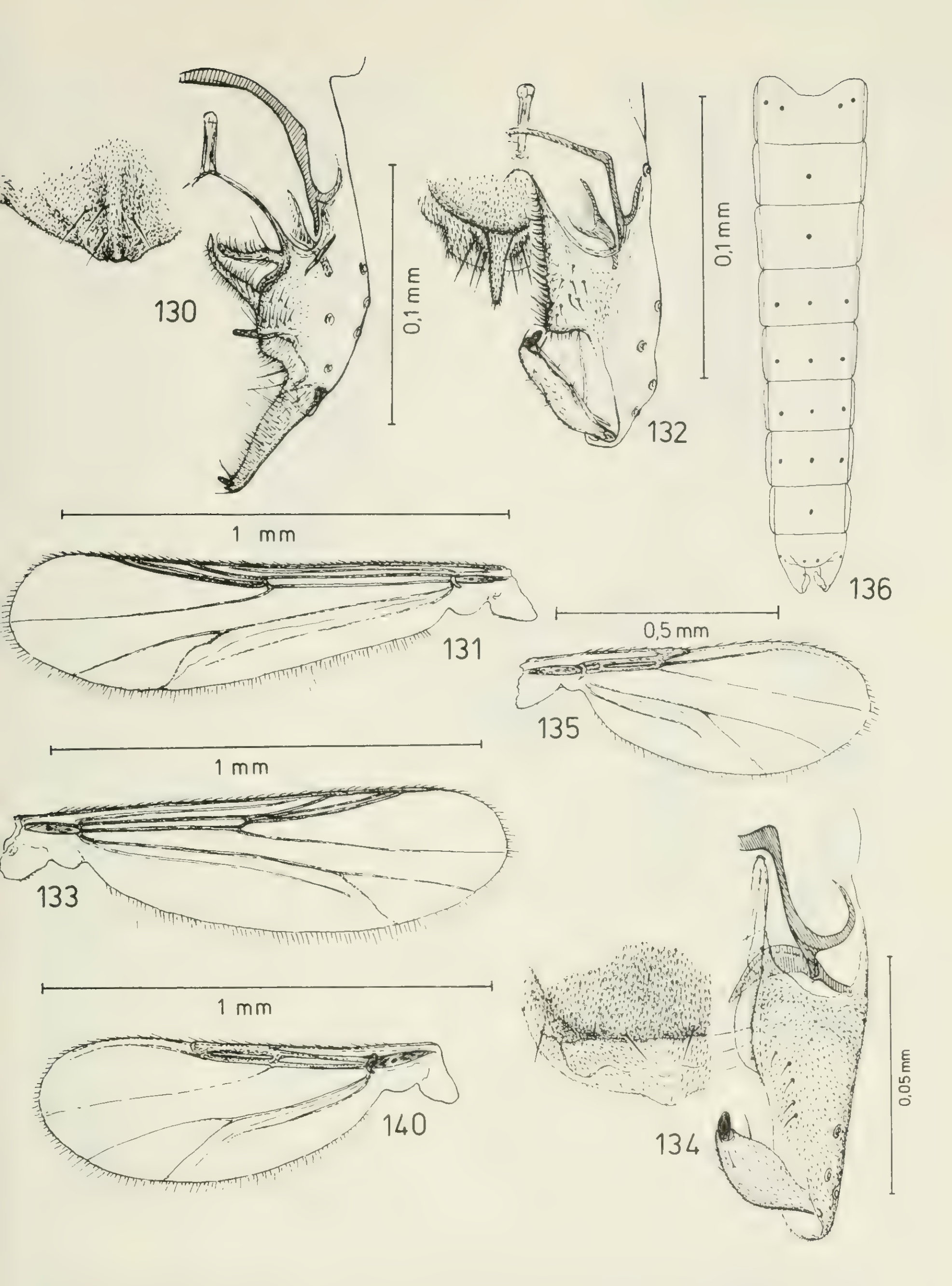

*Corynoneura dewulfi* Abb. 112 Spermatheke und äußere Genitalien des ♀, ventral; 113 Ausschnitt vom Flügel ♀ (1 r, 2 Costa, 3 m, 4 Clavus, 5 m, 6 falsche Ader, 7 oberer Außenrand des Flügels (Costa-Bereich); 114 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 115 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Borsten der Antepronotumregion, mit Humeralborsten und Dorsozentralborsten; 116 Abdominalsegmente der Puppenhaut ♂ (links dorsal, rechts ventral); 117 Praemandibel der Larve; 118 Hypochilum (Labium) der Larve; 119 Mandibel und Antenne der Larve.



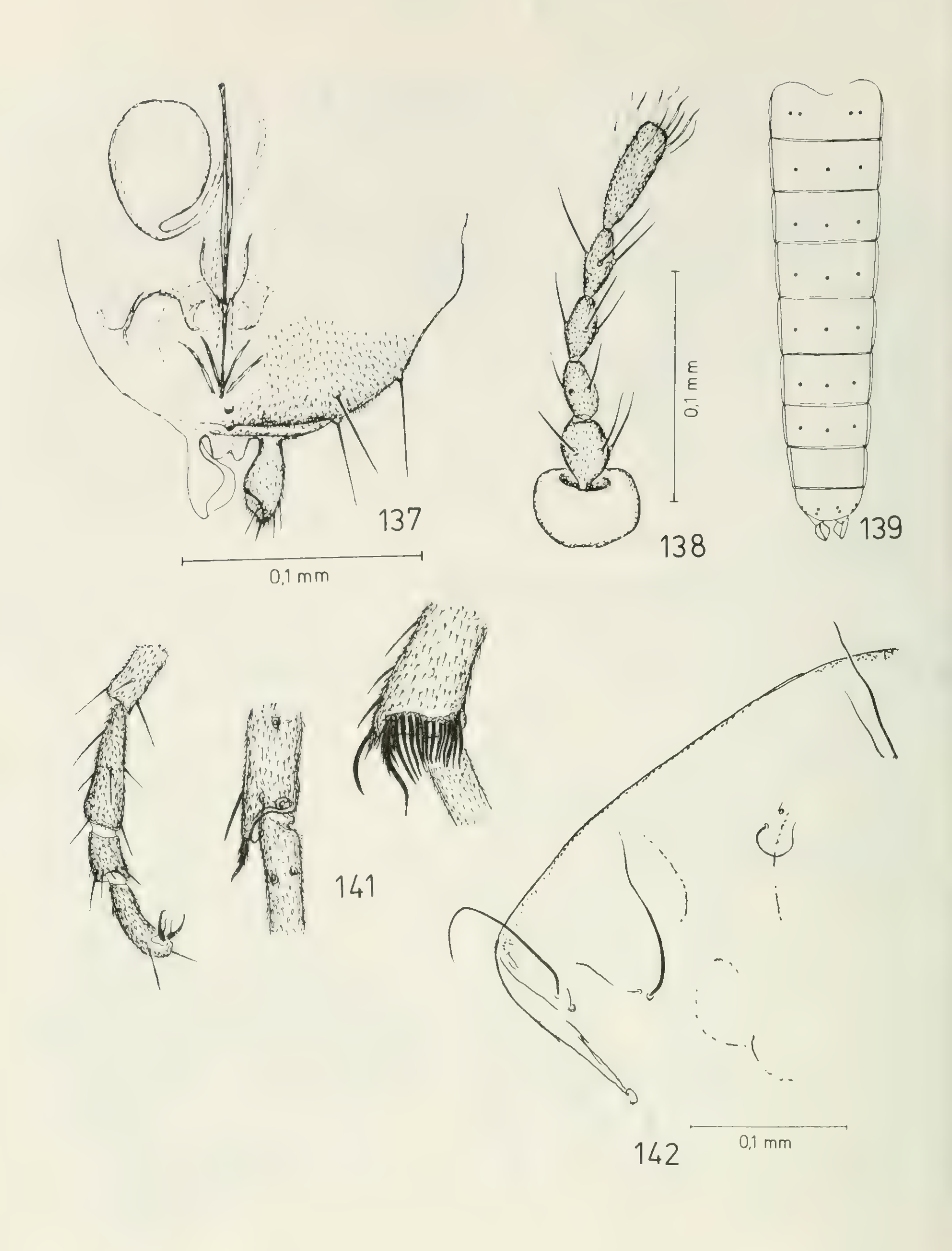

*Limnophyes natalensis* Abb. 120 Hypopygium ♂; dorsal; 121 Flügel ♂ (mit vergrößertem Ausschnitt zur Demonstration der kurzen Mikrotrichien der Flügelmembran) – *Mesosmittia subnigra* Abb. 122 Hypopygium ♂, dorsal; 123 Flügel ♂ - *Parametriocnemus scotti* Abb. 124 Hypopygium ♂, dorsal; 125 Flügel ♂.



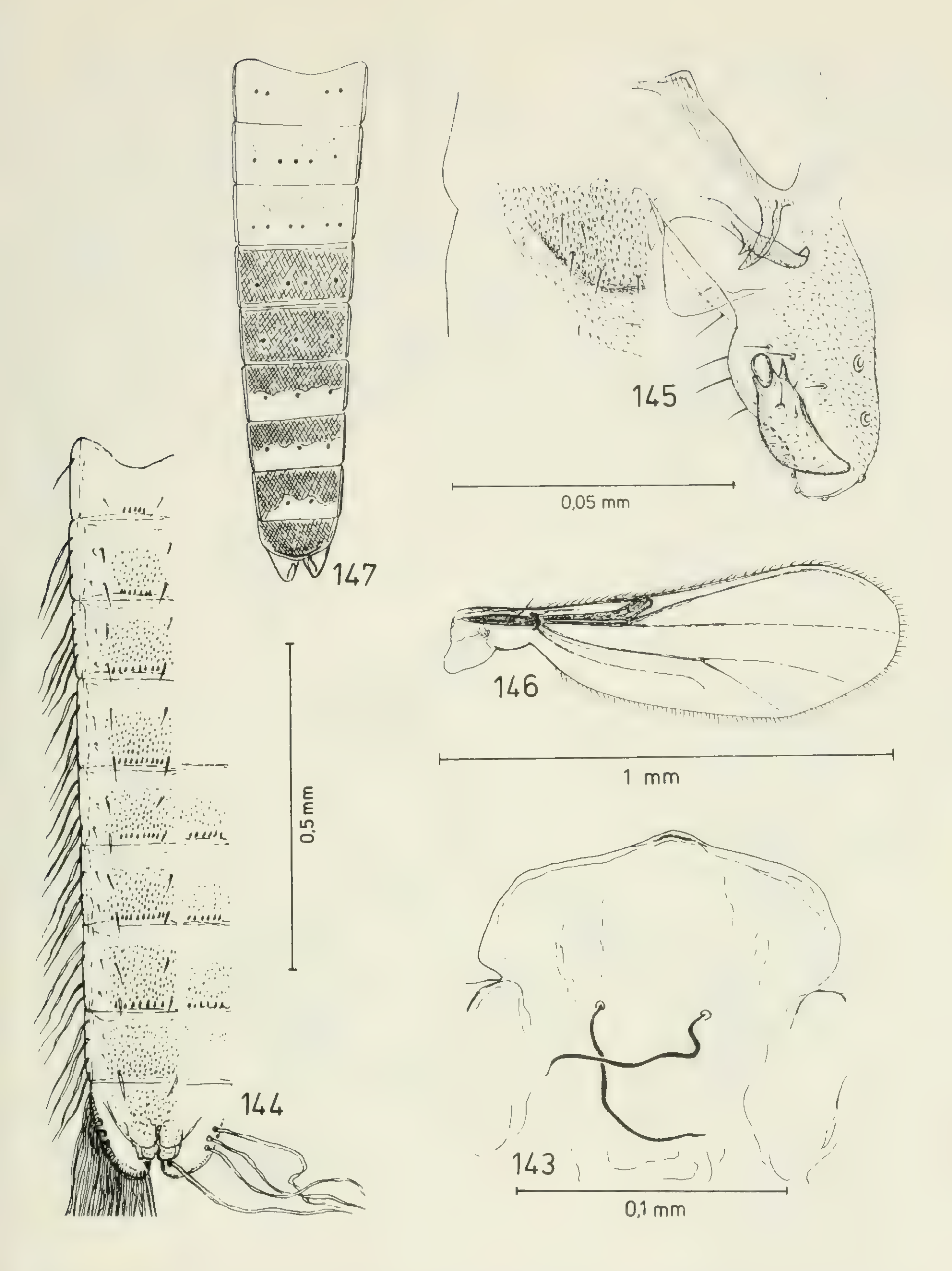

*Parametriocnemus scotti* Abb. 126 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 127 Abdominaltergite (links) und Abdominalsternite (rechts) der Puppenhaut ♂ – *Pseudorthocladius bernadetti* Abb. 128 Hypopygium ♂, dorsal; 129 Flügel ♂.



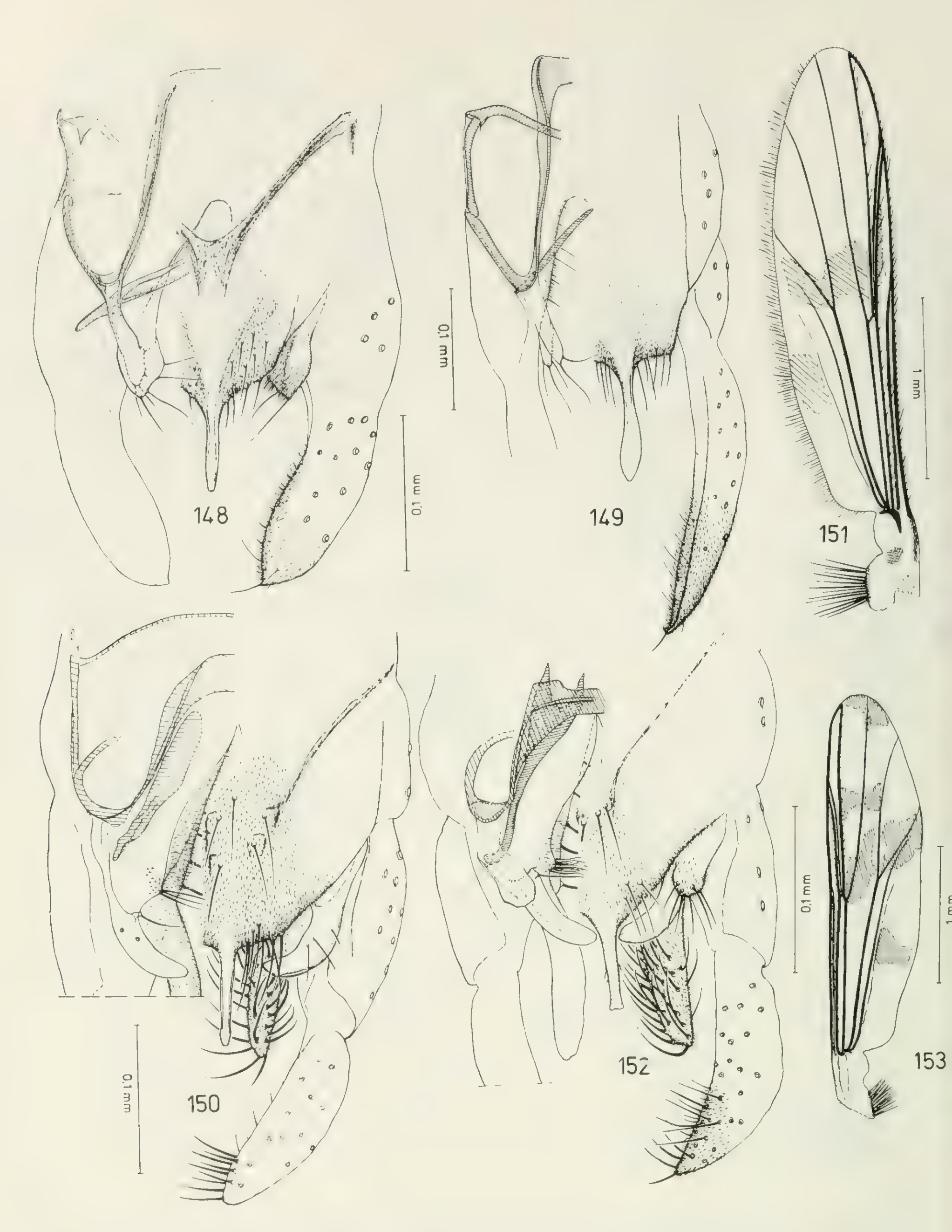

*Pseudosmittia subtrilobata* Abb. 130 Hypopygium ♂, dorsal; 131 Flügel ♂ – *Pseudosmittia topei* Abb. 132 Hypopygium ♂, dorsal; 133 Flügel ♂ – *Thienemanniella fuga* Abb. 134 Hypopygium ♂, dorsal; 135 Flügel ♂; 136 Abdomen mit Borstenanordnung (Imago ♂; schematisch); 140 Flügel ♀.



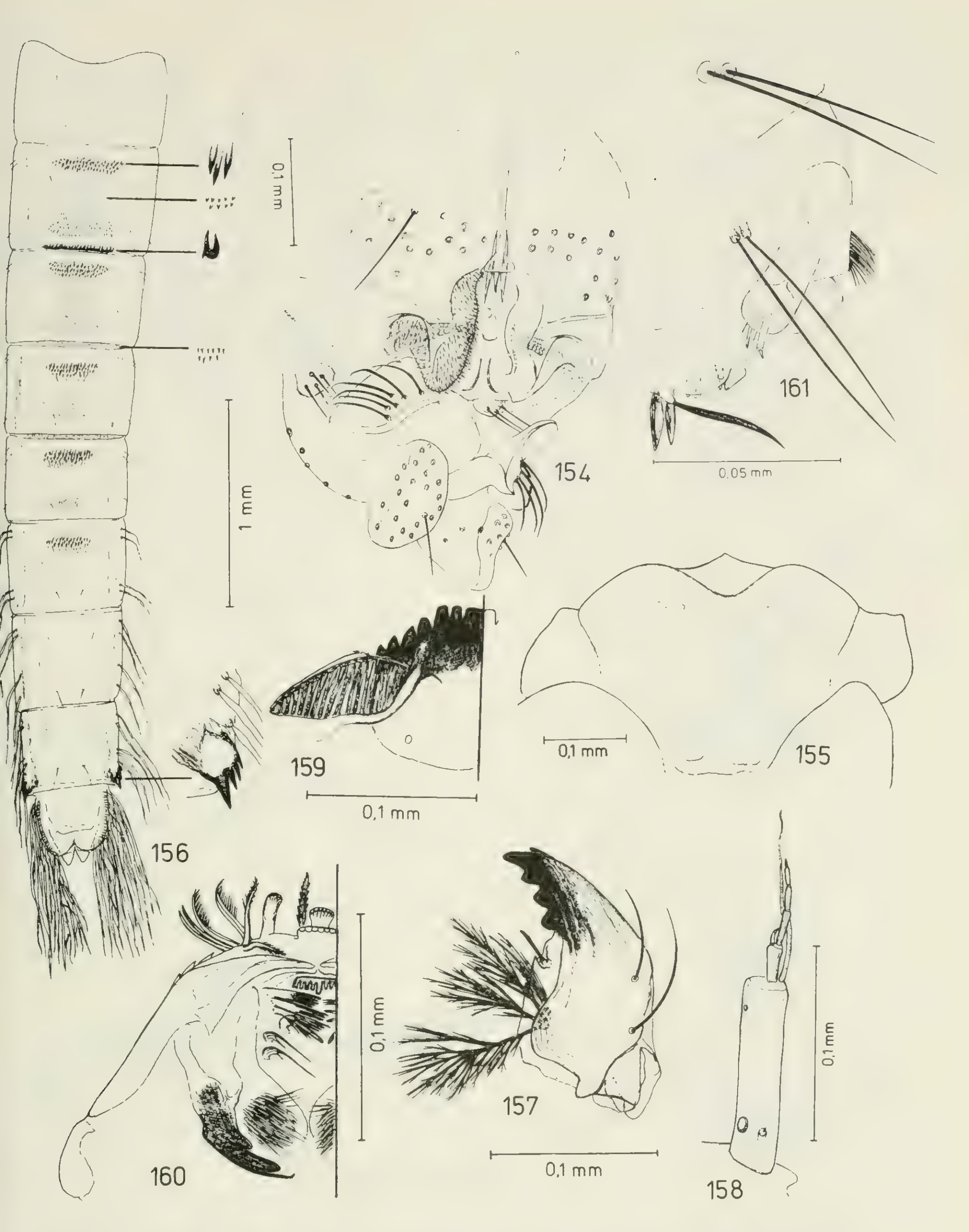

*Thienemanniella fuga* Abb. 137 Spermatheke mit äußeren Genitalien des ♀, ventral; 138 Antenne ♀; 139 Abdomen mit Borstenanordnung (Imago ♀; schematisch); 141 Tarsen 3–5 von $P_1$, Tibialsporn von $P_2$ und Tibialsporn und Tibialkamm von $P_3$ der Imago ♀; 142 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Borsten der Antepronotumregion, mit Humeralborsten und Dorsozentralborsten.



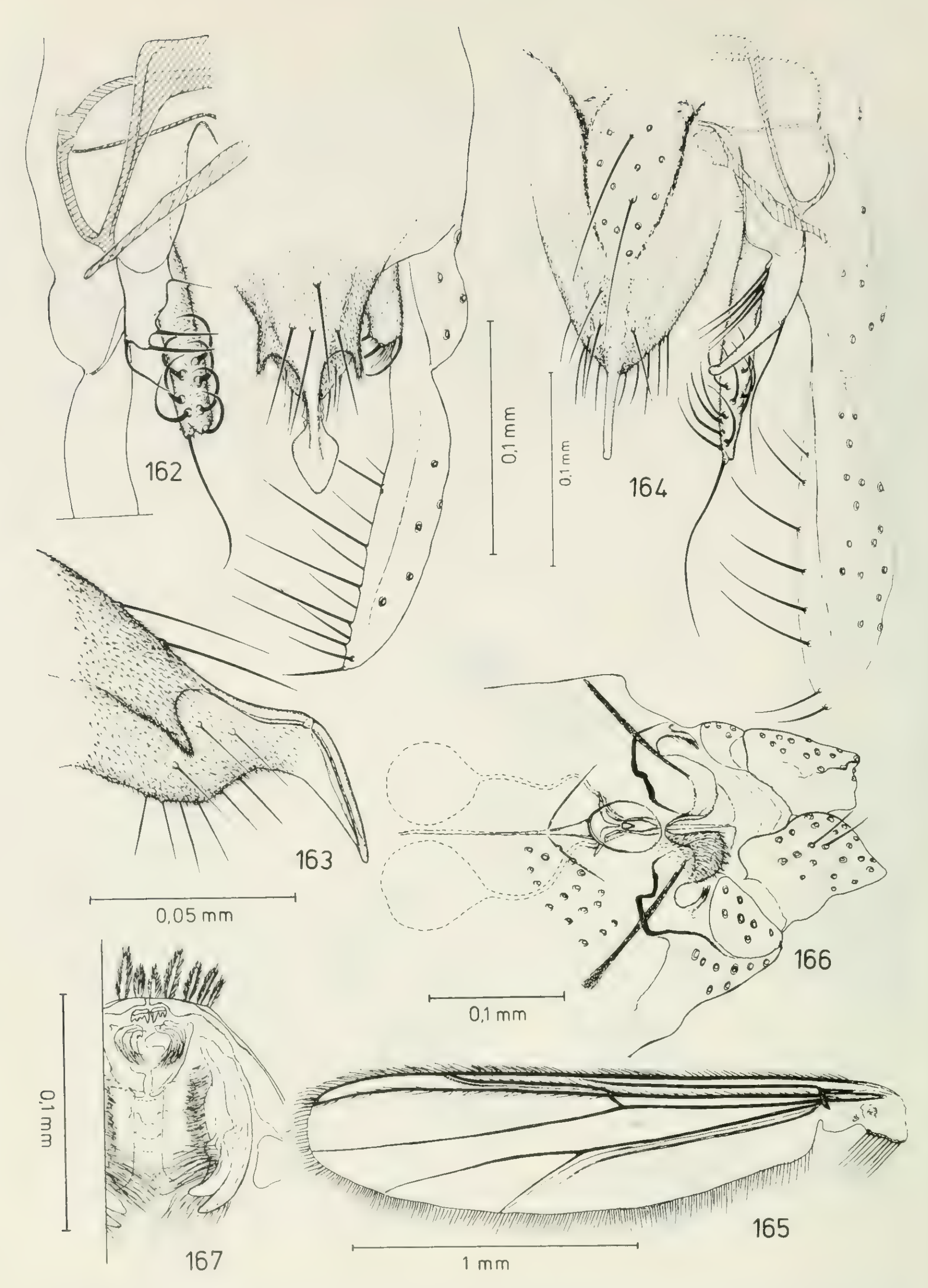

*Thienemanniella fuga* Abb. 143 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 144 Abdominaltergite (links) und Sternite V–VIII (rechts) der Puppenhaut ♀ – *Thienemanniella safi* Abb. 145 Hypopygium ♂, dorsal; 146 Flügel ♂; 147 Abdominaltergite, ihre Beborstung und Färbung (Imago ♂; schematisch).



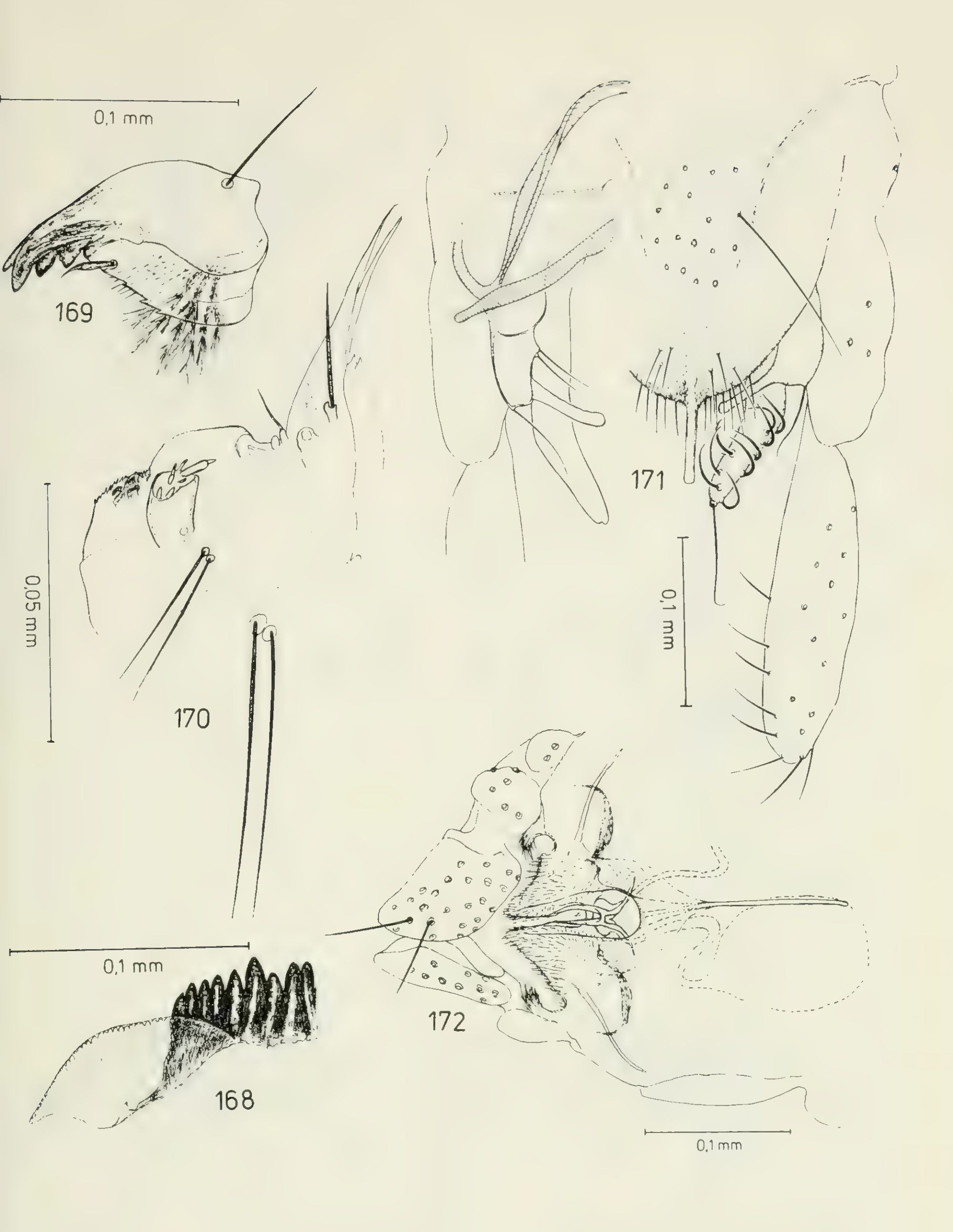

*Cryptochironomus incertus* Abb. 148 Hypopygium ♂, dorsal – *Demicryptochironomus zairensis* Abb. 149 Hypopygium ♂, dorsal – *Microtendipes kahuziensis* Abb. 150 Hypopygium ♂, dorsal; 151 Flügel ♂ – *Microtendipes numerosus* Abb. 152 Hypopygium ♂, dorsal; 153 Flügel ♂.



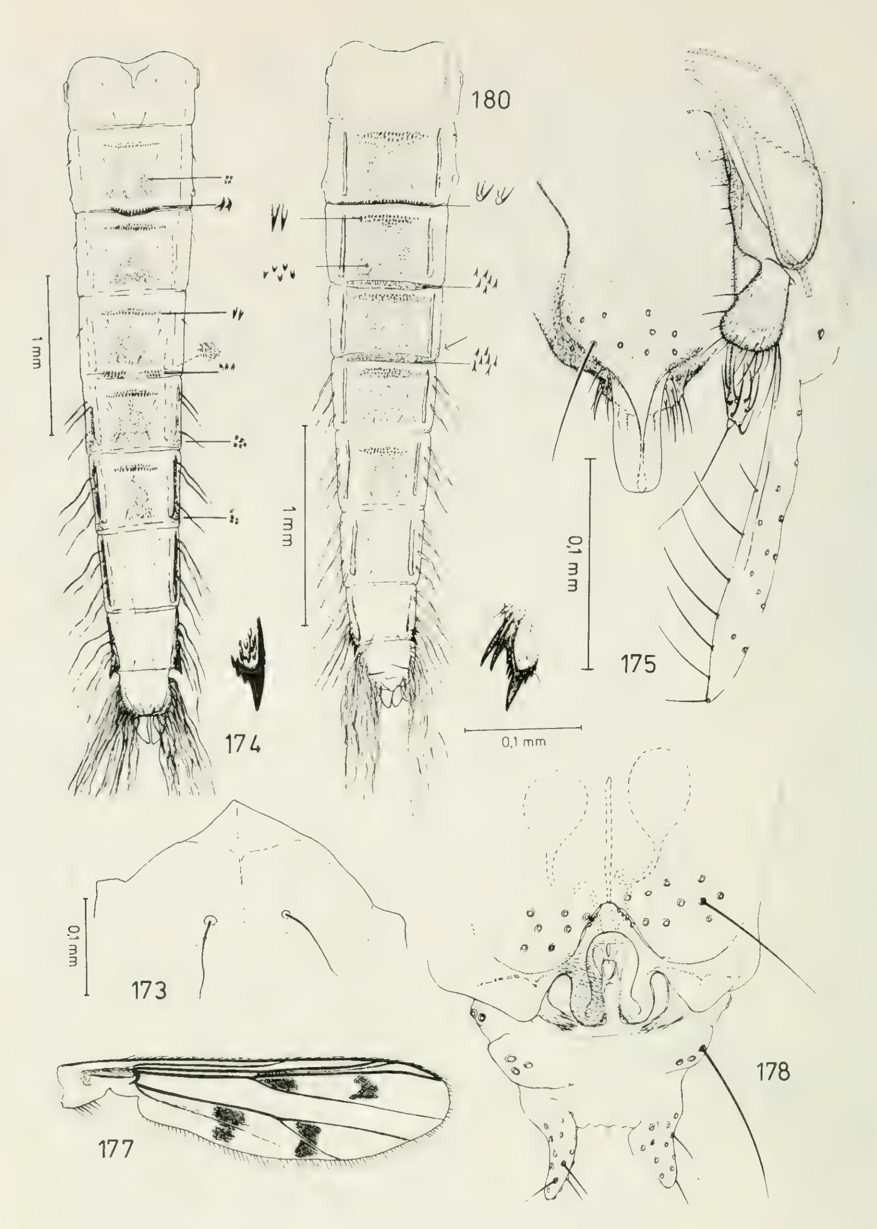

*Microtendipes numerosus* Abb. 154 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventro-lateral; 155 Kopfbereich der Puppenhaut; 156 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂; 157 Mandibel; 158 Antenne der Larve; 159 Hypochilum (Labium) mit Paralabialplatte; 160 Praemandibelbereich des Larvenkopfes; 161 Maxille, ventral.



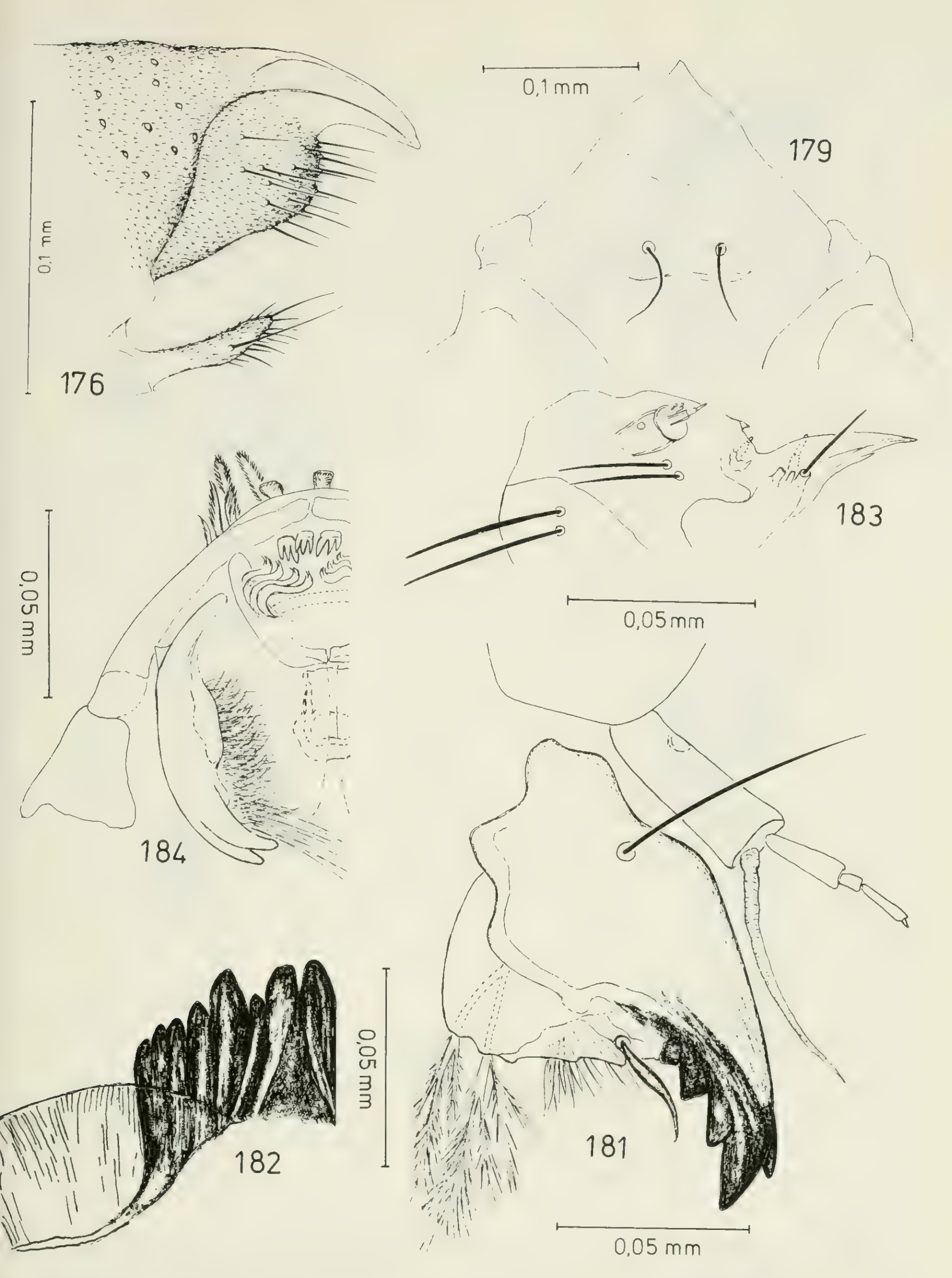

*Polypedilum (Tripodura) aethiopis* Abb. 162 Hypopygium ♂, dorsal; 163 Analspitze des Hypopygiums, lateral – *Polypedilum (Polypedilum) brunneicornis* Abb. 164 Hypopygium ♂, dorsal; 165 Flügel ♂; 166 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventral; 167 Praemandibelbereich des Larvenkopfes.



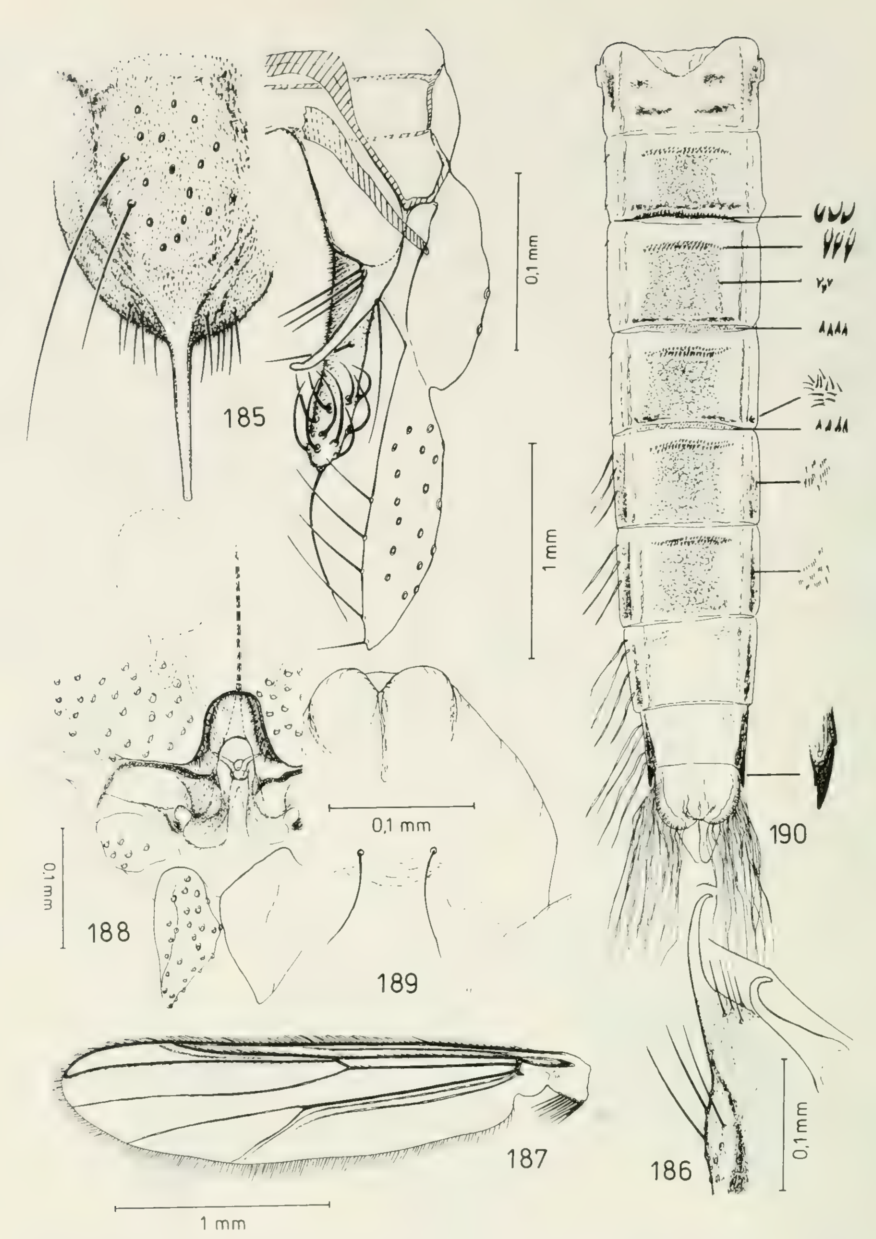

*Polypedilum (Polypedilum) brunneicornis* Abb. 168 Hypochilum (Labium) mit Paralabialplatte; 169 Mandibel; 170 Maxille, ventral – *Polypedilum (Polypedilum) kibatiense* Abb. 171 Hypopygium ♂, dorsal; 172 Spermatheke und äußere Genitalien des ♀, ventral.



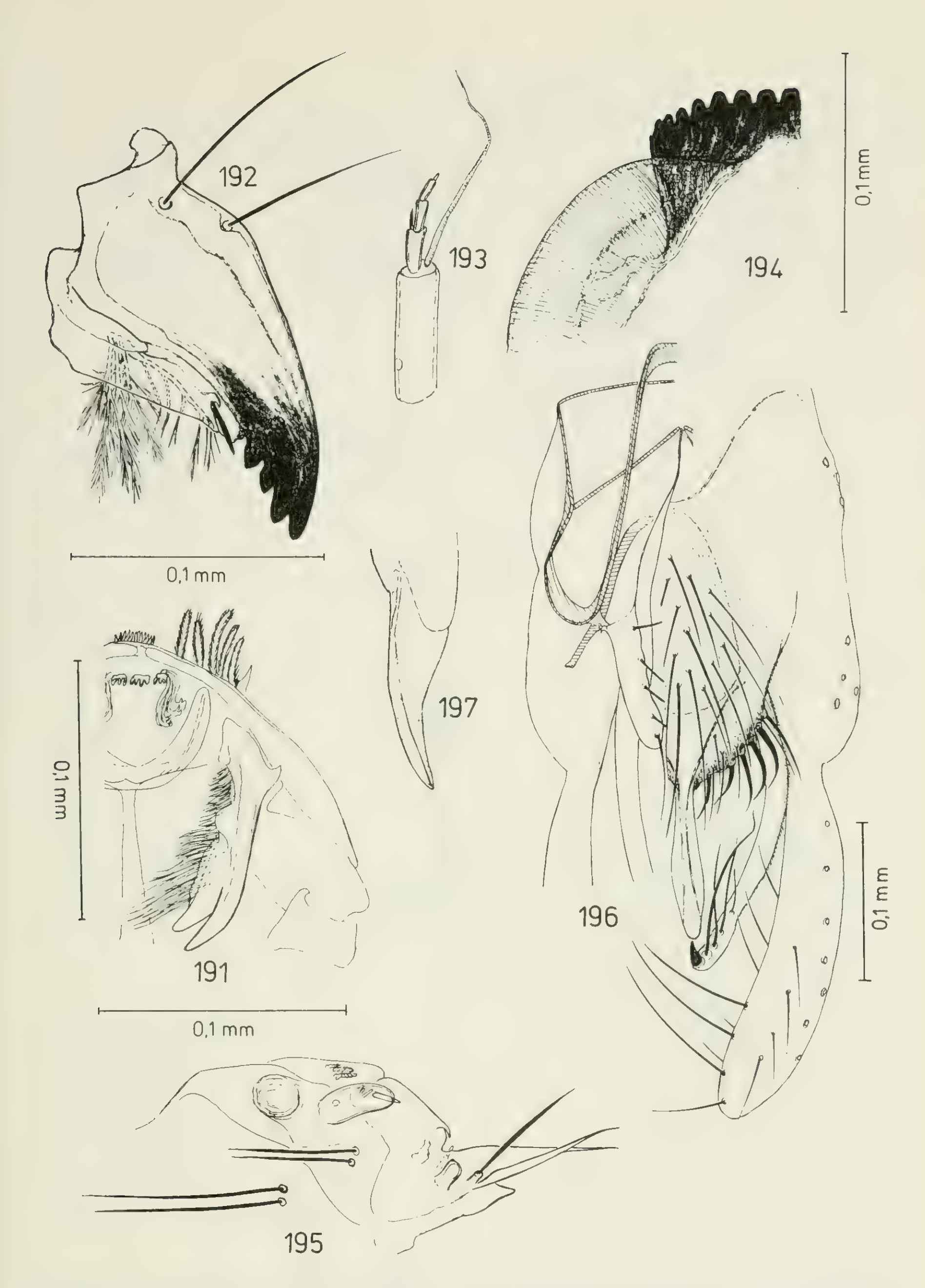

*Polypedilum (Polypedilum) kibatiense* Abb. 173 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 174 Abdominaltergite sowie Analsporn der Puppenhaut ♂ – *Polypedilum (Tripodura) majiis* Abb. 175 Hypopygium ♂, dorsal; 177 Flügel ♂; 178 Spermatheken und äußere Genitalien des ♀, ventral; 180 Abdominaltergite sowie Analsporn der Puppenhaut ♂ (rechts und links vergrößerte Darstellung des jeweiligen Spitzenchagrins bzw. der intersegmentalen Bedornung. Der Pfeil verweist auf die Pedes spurii).



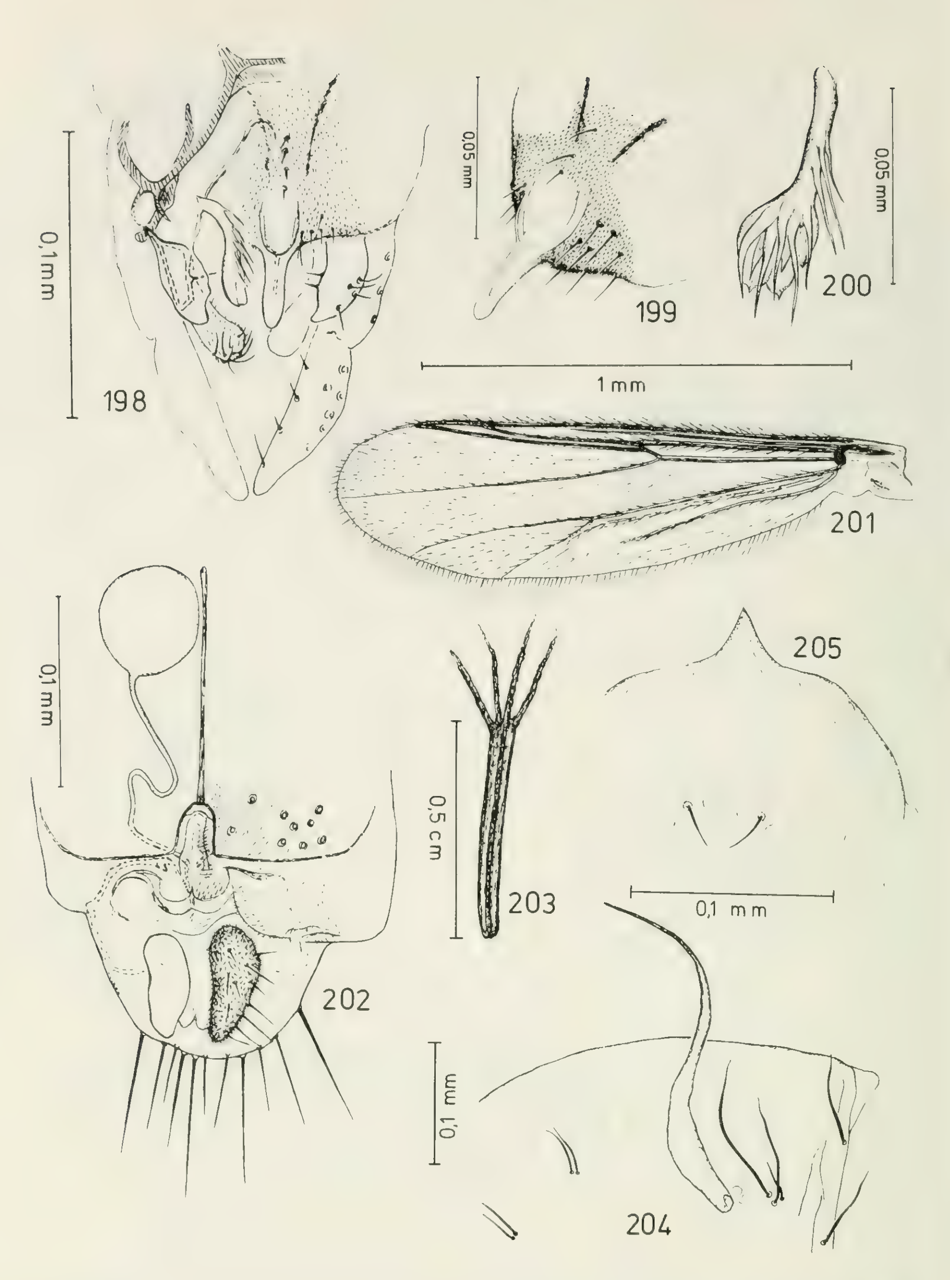

*Polypedilum (Tripodura) majiis* Abb. 176 Analspitze und Anhang 1 des Hypopygiums, lateral; 179 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 181 Mandibel und Antenne; 182 Hypochilum (Labium) mit Paralabialplatte; 183 Maxille, ventral; 184 Praemandibelbereich des Larvenkopfes.



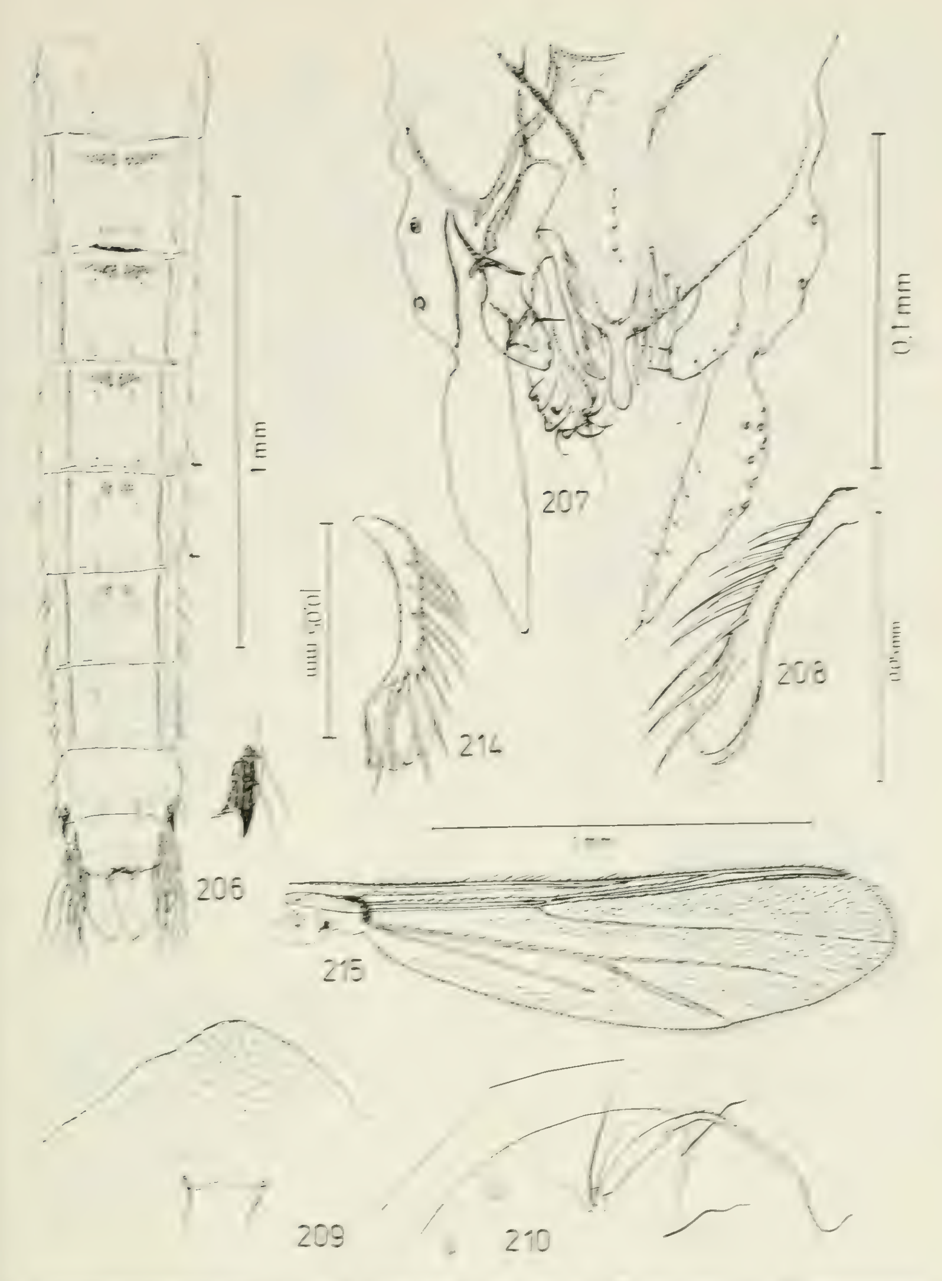

*Polypedilum (Polypedilum) melanophilus* Abb. 185 Hypopygium ♂, dorsal; 186 Analspitze sowie Anhang 1 des Hypopygiums, lateral; 187 Flügel ♂; 188 Spermatheke und äußere Genitalien des ♀, ventral; 189 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 190 Abdominaltergite sowie Analsporn der Puppenhaut ♂ (rechts vergrößerte Darstellung des jeweiligen Spitzenchagrins bzw. der intersegmentalen Bedornung. Der Pfeil verweist auf die Pedes spurii).



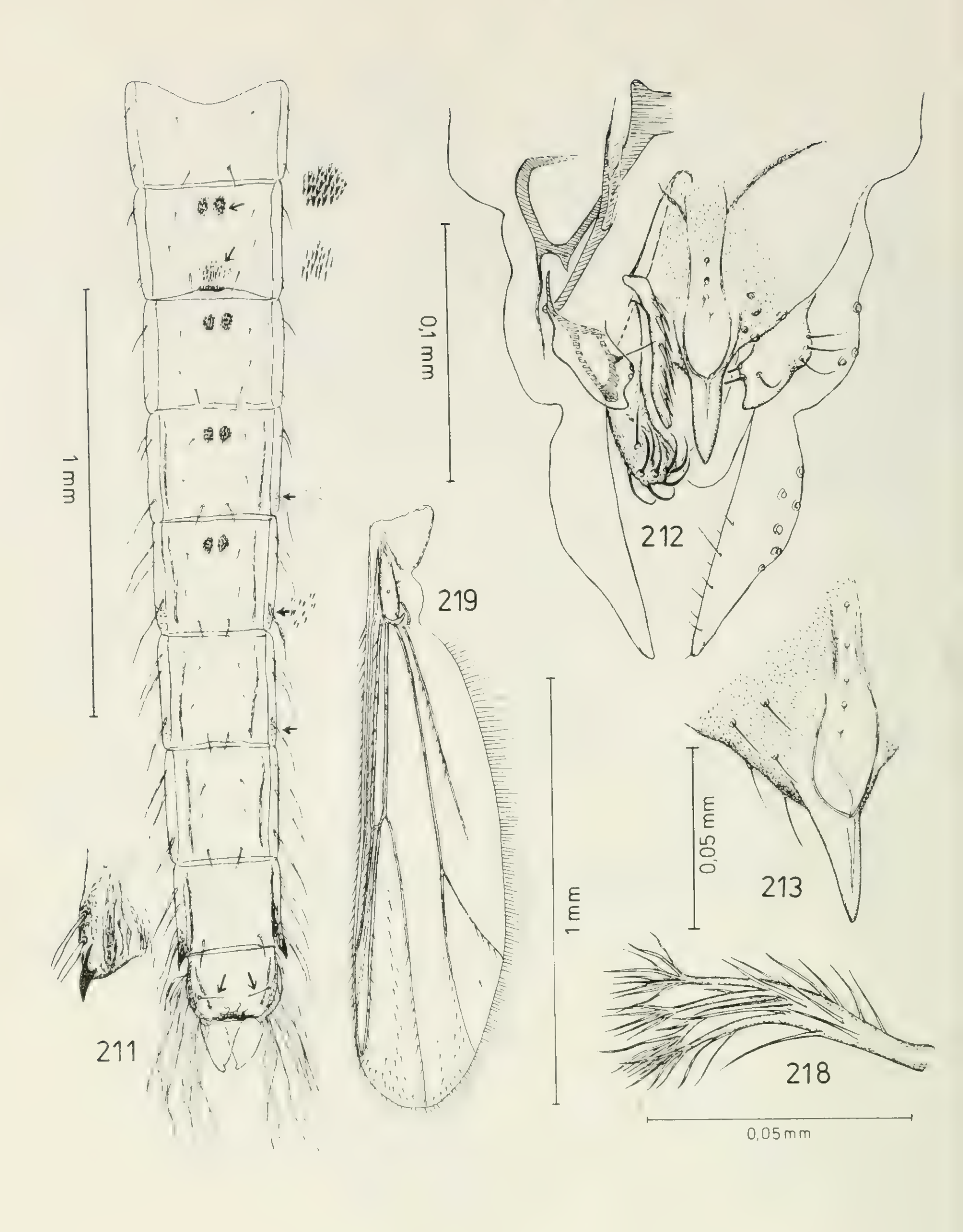

*Polypedilum (Polypedilum) melanophilus* Abb. 191 Praemandibelbereich des Larvenkopfes; 192 Mandibel; 193 Antenne der Larve; 194 Hypochilum (Labium) mit Paralabialplatte; 195 Maxille, ventral-*Stenochironomus spatuliger* Abb. 196 Hypopygium ♂, dorsal; 197 Analspitze ♂, lateral.



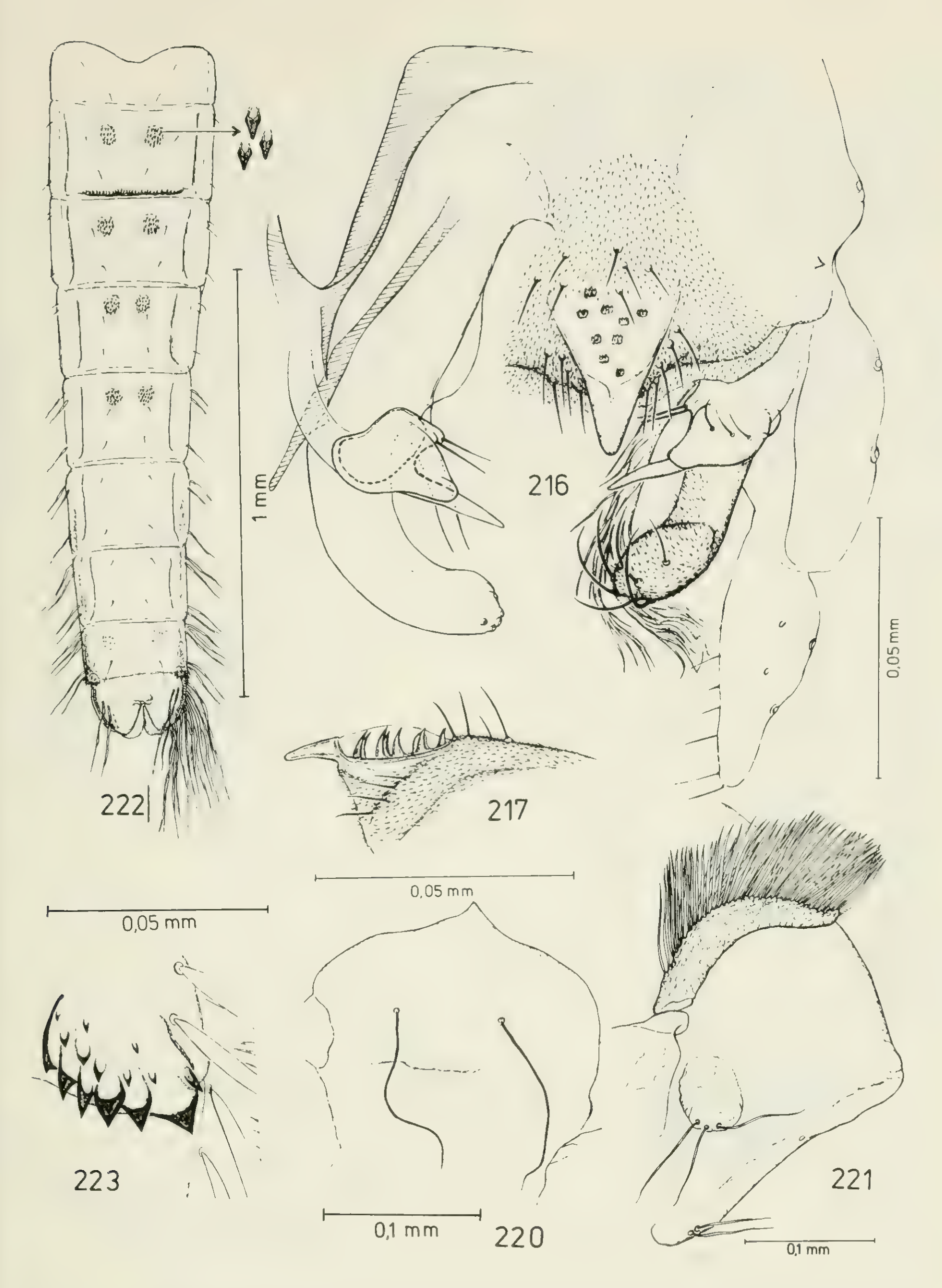

*Rheotanytarsus montanus* Abb. 198 Hypopygium ♂, dorsal; 199 Analspitze ♂, dorso-lateral; 200 Anhang 2a des Hypopygiums; 201 Flügel ♂; 202 Spermatheke und äußere Genitalien des ♀, ventral; 203 Gehäuse der Larve; 204 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 205 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten.



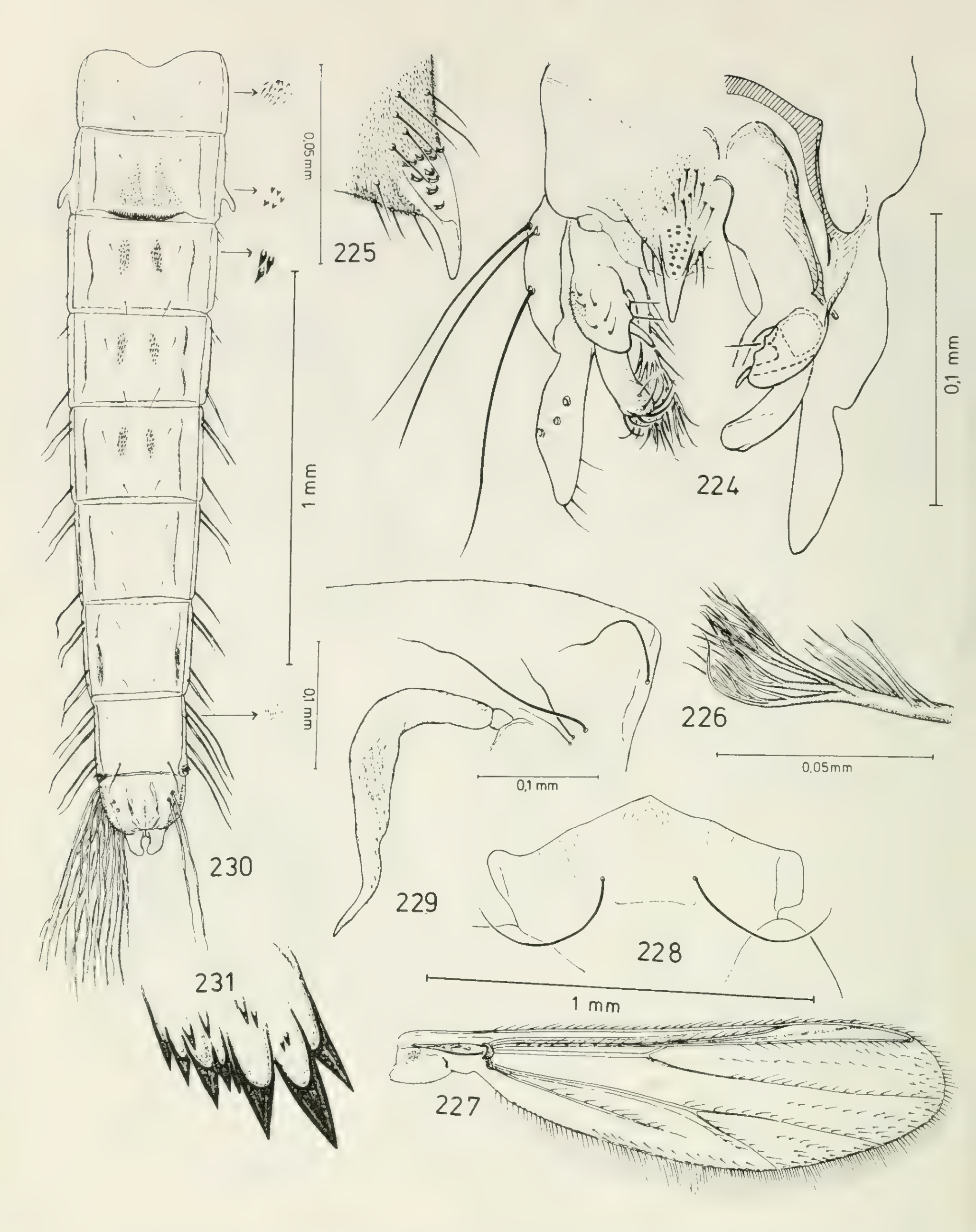

*Rheotanytarsus montanus* Abb. 206 Tergite und Analsporn der Puppenhaut ♂ – *Rheotanytarsus ororus* Abb. 207 Hypopygium ♂, dorsal; 208 Anhang 2a des Hypopygiums; 209 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 210 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn – *Rheotanytarsus samaki* Abb. 214 Anhang 2a des Hypopygiums; 215 Flügel ♂.



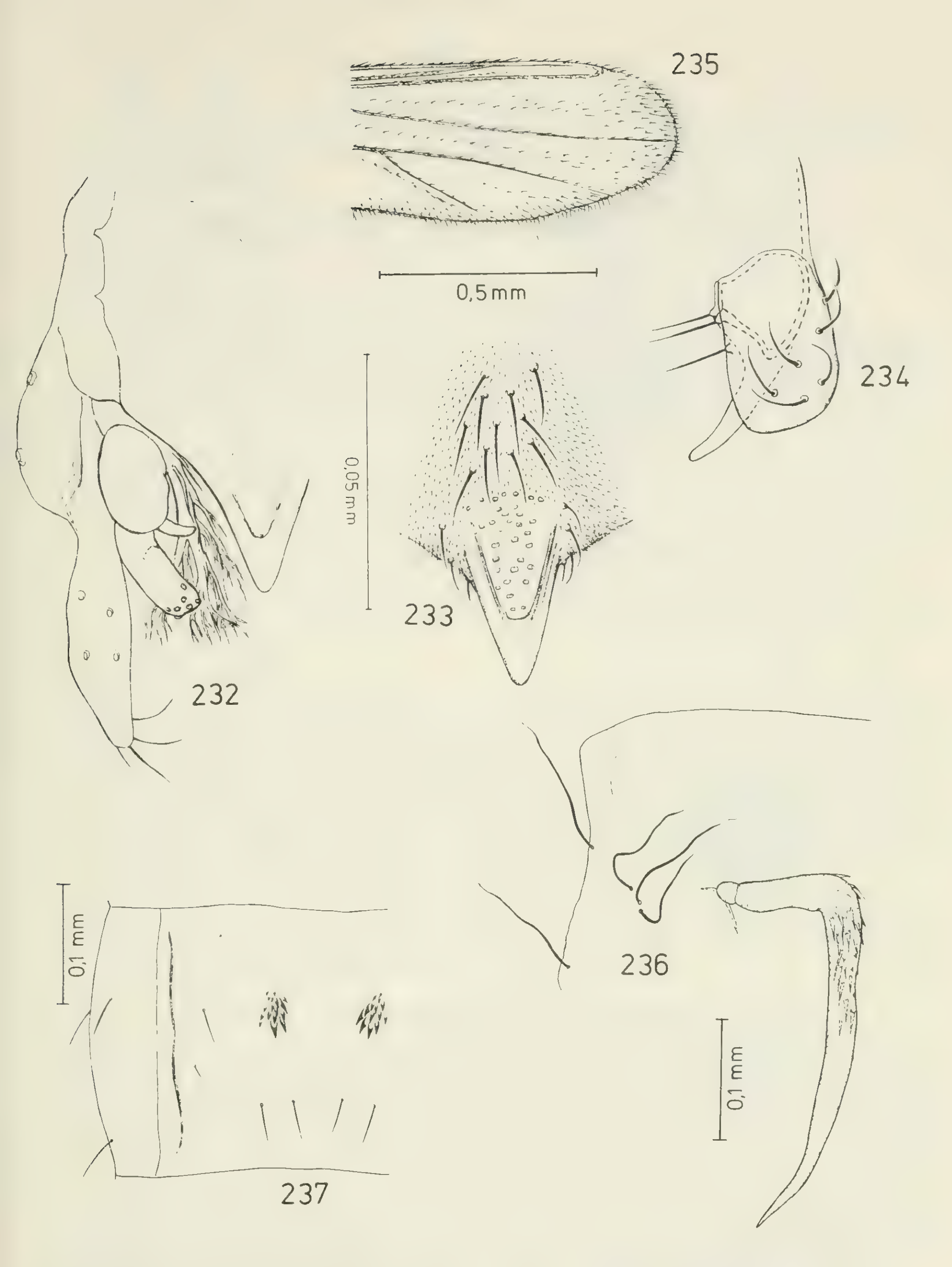

*Rheotanytarsus ororus* Abb. 211 Abdominaltergite und Analsporn der Puppenhaut ♂ – *Rheotanytarsus samaki* Abb. 212 Hypopygium ♂, dorsal; 213 Analspitze des Hypopygiums, dorso-lateral – *Cladotanytarsus irsaci* Abb. 218 Anhang 2a des Hypopygiums ♂; 219 Flügel ♂.



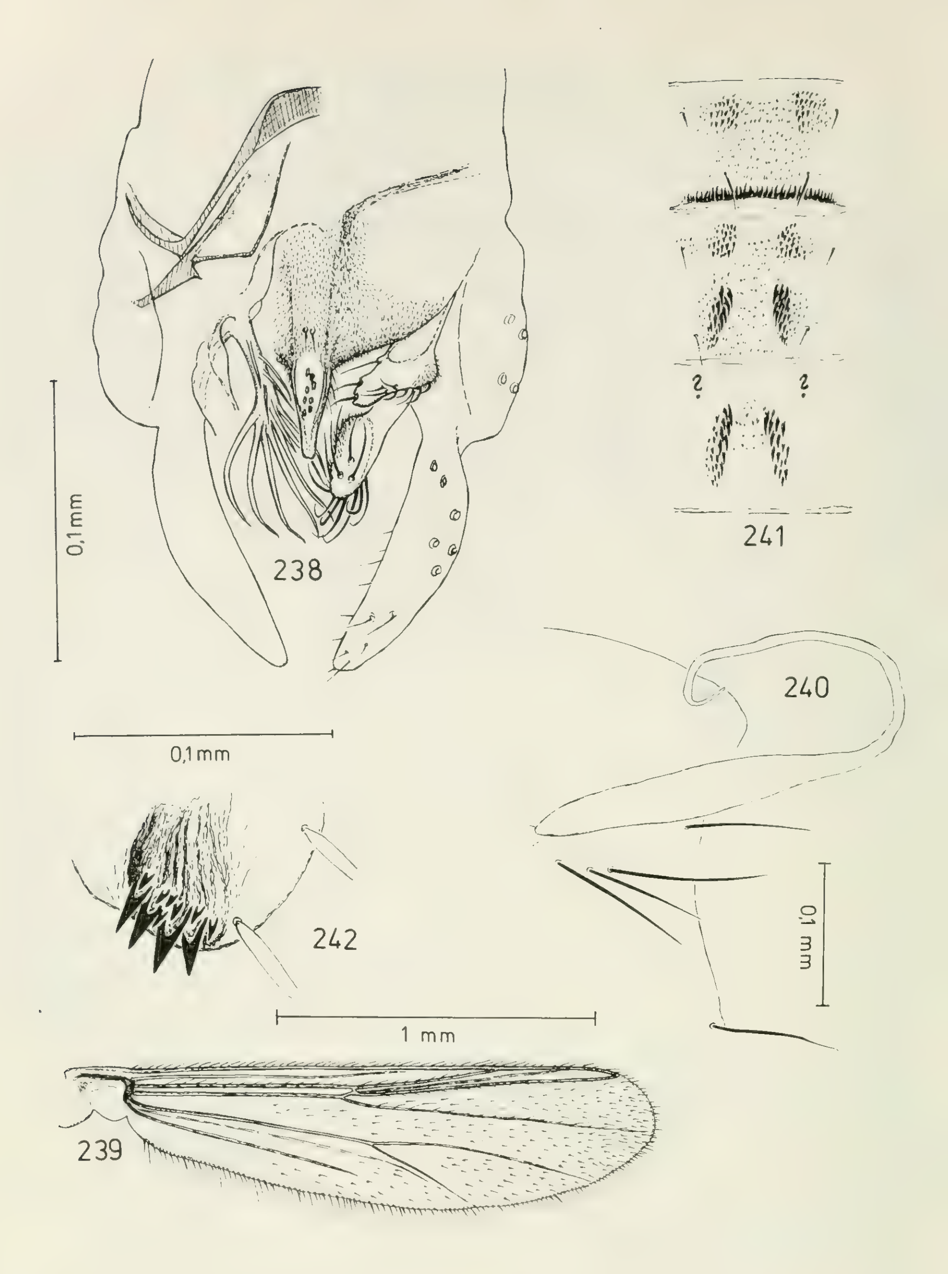

*Cladotanytarsus irsaci* Abb. 216 Hypopygium ♂, dorsal; 217 Analspitze des Hypopygiums, lateral; 222 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂; 220 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 223 Analkamm des Segments VIII der Puppenhaut ♂; 221 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn.




*Tanytarsus bukavus* Abb. 224 Hypopygium ♂, dorsal; 225 Analspitze des Hypopygiums, lateral; 226 Anhang 2a des Hypopygiums; 227 Flügel ♂; 228 Kopfbereich der Puppenhaut mit Frontalborsten; 229 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 230 Abdominaltergite der Puppenhaut ♂; 231 Analsporn der Puppenhaut ♂.




*Tanytarsus congolensis* Abb. 232 Hypopygium ♂, dorsal; 233 Analspitze des Hypopygiums, dorsal; 234 Anhänge 1 und 2 des Hypopygiums, dorsal; 235 distale Hälfte des Flügels ♂; 236 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 237 Abdominaltergit III der Puppenhaut.




*Tanytarsus luctuosus* Abb. 238 Hypopygium ♂, dorsal; 239 Flügel ♂; 240 Thoraxbereich der Puppenhaut mit Prothorakalhorn; 241 Abdominaltergite II–IV der Puppenhaut ♂ (? = in diesem Bereich war die einzig vorliegende Exuvie beschädigt, so daß eine eventuelle Bedornung der oralen Tergitregion nicht mehr festgestellt werden konnte); 242 Analkamm des Segments VIII der Puppenhaut ♂.

**SPIXIANA – ZEITSCHRIFT für ZOOLOGIE**

erscheint im Selbstverlag der
Zoologischen Staatssammlung München

Der Preis je Band (3 Hefte) beträgt 100,– DM oder 50 US-$. Supplementbände werden gesondert nach Umfang berechnet. Mitglieder der „Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" können die Zeitschrift zum ermäßigten Preis von 40,– DM beziehen.

**SPIXIANA – Journal of Zoology**

is edited by
The State Zoological Collections München

The price of each volume (3 numbers) is 50 US-$ or any internationally convertible currency in the value of 100,– DM. Supplements are charged at special rates depending on the number of printed pages. Members of the "Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" may order the journal at the reduced rate of 40,– DM.

Bestellungen sind zu richten an die
Orders should be addressed to the library of the

Zoologische Staatssammlung München
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**Hinweise für Autoren**

Die Manuskripte sollen in zweifacher Ausfertigung eingereicht werden. Sie sollen einseitig und weitzeilig mit mindestens vier cm breitem Rand geschrieben sein. Sie müssen den allgemeinen Bedingungen für die Abfassung wissenschaftlicher Manuskripte entsprechen. Für die Form der Manuskripte ist die jeweils letzte Ausgabe der SPIXIANA maßgebend und genau zu beachten. Eine englische Zusammenfassung ist der Arbeit voranzustellen. Tabellen sind, wie auch die Abbildungsvorlagen, gesondert beizufügen. Der Gesamtumfang eines Beitrages sollte nicht mehr als 2 Druckbogen (32 Druckseiten), Kurzbeiträge weniger als 3 Druckseiten umfassen.

Die Herausgabe dieser Zeitschrift erfolgt ohne gewerblichen Gewinn. Mitarbeiter und Herausgeber erhalten kein Honorar. Die Autoren bekommen 50 Sonderdrucke gratis, weitere können gegen Berechnung bestellt werden.

**Notice to Contributors:**

The manuscript should be presented in two complete copies. It must be typed on one side of the paper only and double spaced with a margin of at least four centimeters. It should correspond to the universal composition of scientific manuscripts. The form should observe the SPIXIANA standard outlay set up in the previous issue. An English abstract should precede the paper. Tables, graphs and illustrations must be enclosed separately. The total text of a contribution should not exceed two galley proofs (32 printed pages). Short contributions consist of less than three printed pages.
The publication of this journal ensues without material profit. Co-workers and publishers receive no payment. The authors get 50 reprints free of charge and more may be ordered on payment.

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

Bisher erschienen:

Band 1

(drei Hefte) 328 Seiten, 1977–1978

Band 2

Heft 1 und 2, 1979 (Heft 3 im Druck)

Supplementband 1

Gustav Peters:

Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden.

206 Seiten und 80 Seiten mit 324 Abbildungen und 20 Tabellen, 1978.

Supplementband 2

Hermann Ellenberg:

Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae) in Mitteleuropa.

211 Seiten, 47 Abbildungen, 41 + 6 Tabellen, 1978.




# SPIXIANA

## Zeitschrift für Zoologie

# Revision der europäischen Tersilochinae II

(Hymenoptera, Ichneumonidae)

Von Klaus Horstmann

# A revision of some Western Palaearctic Oxytorine genera

(Hymenoptera, Ichneumonidae)

by G. van Rossem



| SPIXIANA | Supplement 4 | München, 1. Dezember 1980 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN


SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis in Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.



Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to


Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**SPIXIANA – Journal of Zoology**
published by
**The State Zoological Collections München**

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg

# Revision der europäischen Tersilochinae II (Hymenoptera, Ichneumonidae)

Von **Klaus Horstmann**



| SPIXIANA | Supplement 4 | München, 1. Dezember 1980 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|

Diese Arbeit wurde mit Unterstützung der
Deutschen Forschungsgemeinschaft
gedruckt.

Adresse des Autors: Dr. Klaus Horstmann,
Zoologisches Institut der Universität,
Röntgenring 10, 8700 Würzburg, BRD.

# Revision der europäischen Tersilochinae II

## (Hymenoptera, Ichneumonidae)

Von **Klaus Horstmann**

Zoologisches Institut der Universität Würzburg

### Abstract

Revision of the European Tersilochinae II
(Hymenoptera, Ichneumonidae)

Additions to part I of this revision are given, including a revided key to the genera and remarks on the taxonomy and distribution of the species. The genus *Barycnemis* Förster is revided. The genus *Gelanes* (type species: *Thersilochus fusculus* Holmgren) and 30 species are described as new, whereas 6 generic names are placed as subgenera, and 9 new synonyms are established.

### Inhaltsverzeichnis

## I. Einleitung

Der erste Teil dieser Revision (Horstmann 1971) enthielt eine Gruppierung und Bearbeitung des größten Teils der europäischen Gattungen der Unterfamilie Tersilochinae, nur die Gattungsgruppe um *Barycnemis* Förster blieb ausgespart. Kurze Zeit nach seinem Erscheinen kam die Revision der Gattungen der Erde durch Townes (1971) heraus, außerdem konnte ich in Bestimmungssendungen zahlreiche neue europäische Arten auffinden, schließlich änderte sich meine Auffassung über den wünschenswerten Umfang der Gattungen in der Zwischenzeit (ich ziehe es jetzt vor, die Grenzen der Gattungen weiter zu ziehen als 1971). Deshalb ergeben sich zahlreiche größere und kleinere Ergänzungen und Änderungen, die hier zusammengefaßt werden sollen, um zusammen mit einer Bearbeitung der Gattung *Barycnemis* die Revision der europäischen Arten der Unterfamilie zu einem vorläufigen Abschluß zu bringen.

Hinweise zur Form der Typenrevisionen und Beschreibungen sind im ersten Teil der Revision enthalten (Horstmann 1971, S. 47f). Es sei hier nur kurz wiederholt, daß die Beschreibungen, wenn nicht anders angegeben, in erster Linie für das weibliche Geschlecht gelten, daß die Maße in $^{1}/_{100}$ mm angegeben sind und nur für die Weibchen gelten, daß der Aufbewahrungsort des untersuchten Materials in Klammern hinter den Verbreitungs- und Wirtsangaben steht (Sammlernamen bei Material aus Privatsammlungen oder historischen Sammlungen, Ortsnamen bei Museumssammlungen) und daß die Flugzeit der Arten in Monaten (römische Ziffern) angegeben wird.

Außer den schon genannten Damen und Herren (Horstmann 1971, S. 48) sandten mir Material oder ließen mich in den ihrer Verwaltung unterstellten Museen arbeiten: Dr. M. Boneß (Leverkusen), Dr. R. W. Carlson (U. S. National Museum, Washington), Dr. P. Dessart (Institut Royal des Sciences naturelles, Brüssel), Prof. Dr. F. Frilli (Istituto di Entomologia, Piacenza), J. Glowacki (Brwinow b. Warschau), Dr. K.-H. Hedqvist (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), A. Hendrikse (Biologisch Laboratorium, Amsterdam), Dr. H. Hohmann (Übersee-Museum, Bremen), Dr. V. Jonaitis (Institute of Zoology and Parasitology, Vilnius), Dr. R. Jussila (Turku), Dr. D. R. Kasparyan (Zoological Institute, Leningrad), Dr. T. Kronestedt (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), Dr. J. O'Connor (National Museum of Ireland, Dublin), Dr. J. Papp (Ungarisches Naturwissenschaftliches Museum, Budapest), Dr. J. Sawoniewicz (Instytut Zoologiczny, Warschau), Dr. M. R. Shaw (Department of Zoology, Reading), G. Sommer (Commonwealth Institute of Biological Control, Delémont), C. Thirion (Zoologie générale et agronomique, Gembloux), Dr. H. Townes (American Entomological Institute, Ann Arbor), Prof. Dr. J. van der Vecht (Putten), C. J. Zwakhals (Arkel) und Prof. Dr. H. Zwölfer (früher Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg). Ihnen allen danke ich für ihre Hilfsbereitschaft.

## II. Bemerkungen zur Gattungssystematik

### 1. Gliederung der Unterfamilie

Die europäischen Gattungen der Tersilochinae lassen sich in drei gut abgrenzbare Gruppen gliedern:

1. Gattungsgruppe *Phradis* Förster mit den Gattungen *Phradis* Förster und *Heterocola* Förster.
2. Gattungsgruppe *Diaparsis* Förster mit den Gattungen *Diaparsis* Förster, *Sathropterus* Förster und *Aneuclis* Förster.

3. Gattungsgruppe *Tersilochus* Holmgren mit den Gattungen *Epistathmus* Förster, *Spinolochus* Horstmann, *Barycnemis* Förster, *Probles* Förster, *Gelanes* gen. nov., *Allophroides* Horstmann und *Tersilochus* Holmgren.
   Die Merkmale ergeben sich aus der Tabelle (vgl. unten).

## 2. Bemerkungen zu einzelnen Gattungen

*Heterocola* Förster: Townes' Bestimmungsschlüssel und Beschreibung (1971, S. 36 u. 46 f) erfassen nur einen Teil der Arten dieser Gattung. So ist bei den Arten der Untergattung *Heterocoloides* Horstmann die Hypostomalleiste ausgebildet und bei *H. rufiventris* Horstmann ist der Petiolus lateral deutlich gestreift.

*Diaparsis* Förster: Es scheint mir zur Zeit günstiger, die beiden Gattungen *Nanodiaparsis* Horstmann und *Pseudaneuclis* Horstmann als Untergattungen zu *Diaparsis* zu stellen (stat. nov.).

Bei *Diaparsis* s. str. kann man drei Artengruppen erkennen:

1. Artengruppe *carinifer* (Thomson) mit den Arten *carinifer, jucunda* (Holmgren), *temporalis* Horstmann und *punctipleuris* spec. nov.: Kopf und Thorax zumindest stellenweise mit gekörneltem Grund, Sternauli als kurze Grubenreihe oder durch Runzeln angedeutet, Area postica dorsal spitz zulaufend.
2. Artengruppe *multiplicator* Aubert mit der Art *multiplicator:* Kopf und Thorax überwiegend mit glattem Grund, Sternauli durch einige Runzeln ganz schwach angedeutet, Area postica dorsal in der Regel spitz zulaufend.
3. Artengruppe *nutritor* (Fabricius) mit den Arten *nutritor, truncata* (Gravenhorst), *basalis* spec. nov. und *nitida* spec. nov.: Kopf und Thorax überwiegend mit glattem Grund (zumindest auf den Schläfen und Mesopleuren), Sternauli als deutliche, lange, sehr schräg gestellte Grubenreihe ausgebildet, Area postica dorsal in der Regel gerundet.

*Epistathmus* Förster: Entgegen der Auffassung Townes' (1971, S. 37) wird *Epistathmus* hier als eigene Gattung aufgefaßt. Sie unterscheidet sich von *Probles* Förster durch die kurzen Thyridien und die Form und Struktur des Clypeus (vgl. dazu Horstmann 1971, S. 51 u. 107).

*Probles* Förster und *Tersilochus* Holmgren: Townes (1971, S. 35) trennt *Probles* von der Gattungsgruppe *Tersilochus-Gonolochus-Pectinolochus* durch folgende Merkmale:
*Probles:* Thyridien mindestens so lang wie breit, Sternauli lang.
*Tersilochus-Gonolochus-Pectinolochus:* Thyridien kürzer, Sternauli kurz.

Diese Charakterisierung kann aber zumindest für *Tersilochus* s. str. nicht zutreffen, denn es gibt zweifellos Arten dieser Gattung sowohl mit verlängerten Thyridien und kurzen Sternauli *(obliquus* Thomson, *thyridialis* Horstmann, *petiolaris* spec. nov.) als auch mit kurzen Thyridien, aber verlängerten Sternauli *(triangularis* Gravenhorst und verwandte Arten, *longicornis* Thomson, *rufovarius* spec. nov.). Ich hatte deshalb *Tersilochus* durch den Besitz von kurzen Thyridien und/oder kurzen Sternauli charakterisiert (Horstmann 1971, S. 50). Aber auch diese Abgrenzung ist unzulänglich. Einmal bin ich durch die Entdeckung des Männchens von *Tersilochus nitidipleuris* Horstmann darauf aufmerksam gemacht worden, daß diese Art sowohl verlängerte Sternauli als auch relativ

lange Thyridien besitzt; diese sind beim Weibchen knapp so lang wie breit, beim Männchen deutlich länger als breit. Die Art wäre also zu *Probles* zu stellen. Zum anderen besitzt *Probles longicaudator* Aubert zwar lange Thyridien, aber gleichzeitig relativ kurze Sternauli; diese Art könnte deshalb auch zu *Tersilochus* gestellt werden.

Gegen diese Umstellungen spricht aber ein deutlicher Unterschied in der Lebensweise beider Artengruppen: Die *Probles*-Arten, insbesondere die der Untergattung *Euporizon* Horstmann, deren Abtrennung von *Tersilochus* besondere Schwierigkeiten macht, sind typische Herbstarten, der Höhepunkt ihrer Flugzeit liegt im August und September (Ausnahmen: *P. brevicauda* spec. nov., *curvicauda* spec. nov.). Demgegenüber fliegen alle bisher bekannt gewordenen Arten der Gattung *Tersilochus* im Frühjahr, mit einem Schwerpunkt im April und Mai. Vermutlich sind damit weitere Unterschiede (Wirtsspektrum, Art der Überwinterung) korreliert, aber die Bionomie der Arten ist bisher weitgehend unbekannt. Die Zuordnung von *T. nitidipleuris* und *P. longicaudator* erfolgt also in erster Linie auf Grund ihrer Flugzeit. Eine sichere Trennung beider Gattungen wird erst möglich sein, wenn auch außereuropäische Arten und weitere Daten zur Bionomie bekannt sind.

*Probles* Förster: Die Gattungen *Rugodiaparsis* Horstmann und *Microdiaparsis* Horstmann fasse ich jetzt als Untergattungen von *Probles* auf (stat. nov.) und folge damit der Auffassung von Townes (1971, S. 37 f u. mündl. Mitt.). Insbesondere *Microdiaparsis* ist aber zweifellos eine gut begründete und sicher monophyletische Gruppe, wie durch den Fund einer vierten Art bestätigt wird. Die Männchen sind allerdings von *Probles* nur schwer und nicht mit konstanten Merkmalen zu unterscheiden.

Die Untergattung *Euporizon* ist durch die Neuentdeckung von acht Arten (*extensor* Aubert, *longicaudator* Aubert und sechs hier beschriebene Arten) noch unübersichtlicher geworden als bisher. Es ist mir nicht gelungen, sie in Artengruppen zu gliedern.

*Allophroides* Horstmann: *Allophroides* sensu Horstmann und sensu Townes unterscheiden sich in ihrem Umfang wesentlich. Während ich die Gattung auf Arten mit kurzen Fühlern, vergrößerten Augen der Männchen, gekämmten Klauen und einem gestreiften ersten Abdominalsegment gegründet habe (also auf Arten, die von anderen europäischen Autoren zu *Allophrys* Förster gestellt worden waren; vgl. Horstmann 1971, S. 49), begrenzt Townes (1971, S. 34) sie auf Grund der Lage der Glymmen des Petiolus (ein von mir übersehenes Merkmal) und stellt auch Arten dazu, die bei mir bei *Tersilochus* standen. Bei Allophroides sensu Townes liegen die Glymmen vor der Mitte des ersten Segments, bei *Tersilochus* (und anderen verwandten Gattungen) in aller Regel in der Mitte oder dahinter.

Eine Überprüfung dieses Merkmals durch Ausmessen unter Berücksichtigung der europäischen Arten (vgl. Tab. 1) zeigt, daß erstens bei den von mir zu *Allophroides* gestellten sowie bei einigen mit *Tersilochus fusculus* Holmgren näher verwandten Arten die Glymmen tatsächlich relativ weit basal liegen, weil der Petiolus kurz und der Postpetiolus lang ist, daß zweitens dieses Merkmal aber auch bei den übrigen bei *Tersilochus* verbliebenen Arten stark variiert, ohne daß man eine brauchbare Grenze ziehen könnte, womit es sich (isoliert) für eine Trennung der Gattungen als ungeeignet erweist (auch die Ausbildung der Sternauli liefert keinen zusätzlichen Unterschied; entgegen der Auffassung von Townes 1971, S. 34). Während also eine Trennung in *Allophroides* sensu Townes und *Tersilochus* sensu Townes meines Erachtens nicht möglich ist, lassen sich die europä-

Tabelle 1: Relative Lage der Glymmen (Entfernung Basis-Glymmen : Gesamtlänge) und der Stigmen (Entfernung Basis-Stigmen : Gesamtlänge) des ersten Abdominalsegments bei Arten der Gattungen *Tersilochus* Holmgren, *Allophroides* Horstmann und *Gelanes* gen. nov. (in der Regel jeweils Mittel der Werte von zwei Tieren angegeben).

| Art | relative Lage der Glymmen | relative Lage der Stigmen |
|---|---|---|
| *Tersilochus* | | |
| *jocator*-Artengruppe | | |
| *filicornis* Thomson (♀) | 0,63 | 0,66 |
| *triangularis* (Gravenhorst) (♀) | 0,60 | 0,66 |
| *tripartitus* Brischke (♀) | 0,59 | 0,66 |
| *jocator* Holmgren (♀) | 0,58 | 0,65 |
| *similis* (Szépligeti) (♀) | – | 0,63 |
| *obscurator* Aubert (♀) | 0,57 | 0,62 |
| *microgaster* (Szépligeti) (♀) | 0,52 | 0,59 |
| *fulvipes* (Gravenhorst) (♀) | 0,48 | 0,61 |
| | | |
| *obliquus*-Artengruppe | | |
| *longicornis* Thomson (♀) | 0,59 | 0,65 |
| *obliquus* Thomson (♀) | 0,56 | 0,64 |
| *longicaudatus* Horstmann (♀) | 0,54 | 0,64 |
| *nitidipleuris* Horstmann (♀) | 0,54 | 0,62 |
| *thyridialis* Horstmann (♀) | 0,53 | 0,62 |
| *curvator* spec. nov. (♀) | 0,50 | 0,62 |
| *liopleuris* Thomson (♀) | 0,48 | 0,61 |
| *subdepressus* Thomson (♀) | 0,46 | 0,56 |
| *heterocerus* Thomson (♀) | 0,44 | 0,56 |
| | | |
| *Allophroides* | | |
| *boops* (Gravenhorst) (♂) | 0,50 | 0,60 |
| *platyurus* (Strobl) (♀) | 0,44 | 0,61 |
| *rufifemur* Horstmann (♀) | – | 0,58 |
| | | |
| *Gelanes* | | |
| *fusculus* (Holmgren) (♀) | 0,44 | 0,55 |
| *clypeatus* (Horstmann) (♀) | 0,44 | 0,55 |
| *simillimus* spec. nov. (♀) | 0,42 | 0,53 |
| *stigmaticus* spec. nov. (♀) | 0,42 | 0,52 |

ischen Arten mit Hilfe zusätzlicher Merkmale relativ sicher auf drei Gattungen verteilen, wenn man für die mit *fusculus* verwandten Arten eine eigene Gattung errichtet (*Gelanes* gen. nov.; vgl. unten).

*Pectinolochus* Aubert: Im ersten Teil meiner Revision konnte ich *Pectinolochus* und *Tersilochus* nicht sicher trennen (vgl. Horstmann 1971, S. 114) und habe zu *Pectinolo-*

*chus* solche Arten gestellt, die nicht nur gezähnte Klauen besitzen, sondern auch in der Form der Bohrerspitze übereinstimmen. TOWNES (1971, S. 35) unterscheidet beide Gattungen mit Hilfe folgender Merkmale:

*Pectinolochus:* Klauen mit Kammzähnen, Ende der Mediella mäßig stark gekrümmt, Verbindungssteg zwischen dem Stigma des Mittelsegments und der Seitenleiste (Pleuralleiste) schmäler als das Stigma.

*Tersilochus:* Klauen einfach, Ende der Mediella stark gekrümmt, Verbindungssteg so breit wie das Stigma.

Auf Grund dieser Merkmale stellt er (nach Angaben in seiner Arbeit und nach Material aus seiner Sammlung) neun europäische Arten zu *Pectinolochus: ensifer* Brischke, *striola* Thomson, *coeliodicola* Silvestri, *luteicornis* Hellén, *lapponicus* Hellén, *terebrator* Horstmann, *spiracularis* Horstmann, *thyridialis* Horstmann und *longicaudatus* Horstmann.

Von den angegebenen Merkmalen konnte ich den Unterschied in der Krümmung der Mediella nicht auffinden. Sie ist zwar bei allen *Pectinolochus*-Arten relativ schwach gebogen, ebenso schwach aber auch bei einigen *Tersilochus*-Arten (*fulvipes* Gravenhorst, *liopleuris* Thomson, *curvator* spec. nov.). Die anderen genannten Unterscheidungsmerkmale treffen beide nur für einen Teil, und zwar jeweils einen anderen Teil, der angeführten Arten zu. Die Klauen sind bei *ensifer, striola, luteicornis, lapponicus* und *terebrator* deutlich gekämmt, bei *coeliodicola* und *spiracularis* sehr schwach und fein (entgegen früheren Angaben; nur bei starker Vergrößerung sichtbar), bei *thyridialis* und *longicaudatus* aber nicht (Abb. 1–12). Einen auffällig schmalen Verbindungssteg zwischen Mittelsegmentstigma und Seitenleiste besitzen *spiracularis, thyridialis* und *longicaudatus*

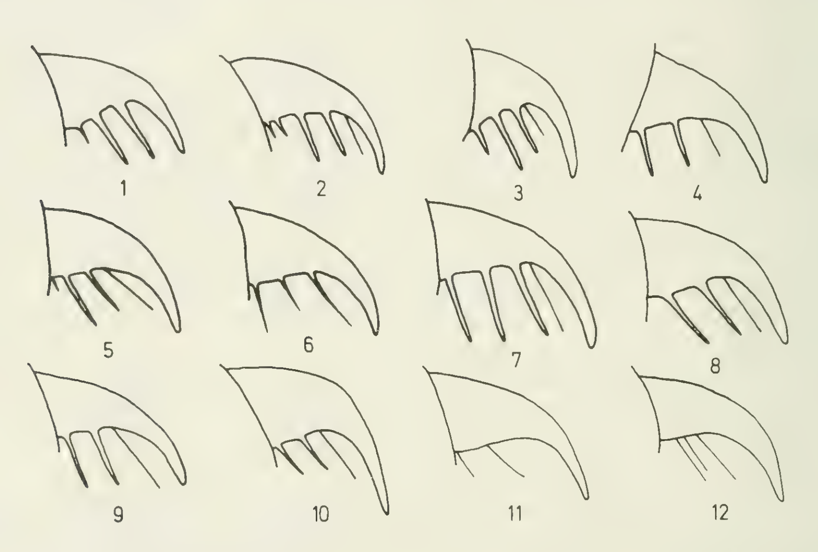



Abb. 1–12: Gattung *Tersilochus*. 1: *ensifer* ♀, Klaue; 2: *striola* ♀, Klaue; 3: *lapponicus* ♀, Klaue; 4: *coeliodicola* ♀, Klaue; 5: *spiracularis* ♀, Klaue; 6: *asper* ♀, Klaue; 7: *hungaricus* ♀, Klaue; 8: *intermedius* ♀, Klaue; 9: *rossicus* ♀, Klaue; 10: *ungularis* ♀, Klaue; 11: *longicaudatus* ♀, Klaue; 12: *thyridialis* ♀, Klaue.

(ebenso aber auch *Tersilochus heterocerus* Thomson), bei den anderen sechs Arten *(ensifer, striola, coeliodicola, luteicornis, lapponicus* und *terebrator)* ist er etwa so breit wie das Stigma. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß der Abstand zwischen Stigma und Seitenleiste variiert; wenn das Stigma sehr dicht an der Leiste liegt, verschmilzt seine Begrenzung mit dieser, und der Steg verschwindet ganz. Von dieser Variation sind fast alle Arten betroffen (vielleicht mit Ausnahme von *spiracularis).*

Bei dieser Sachlage halte ich die Form des Verbindungssteges für kein geeignetes Unterscheidungsmerkmal und möchte zu *Pectinolochus* nur die Arten mit gekämmten Klauen stellen, also neben den schon früher bei *Pectinolochus* eingeordneten Arten auch die der Gruppe um *Tersilochus lapponicus* (vgl. HORSTMANN 1971, S. 124 ff.), sowie einige neue Arten. Es kann sich aber bei *Pectinolochus* nur um eine Untergattung von *Tersilochus* handeln, da das einzige brauchbare Merkmal stark variiert und im Grunde alle Übergänge zeigt (stat. nov.). *Polemolochus* Aubert fällt als Synonym zu *Pectinolochus* Aubert (TOWNES 1971, S. 41; vgl. unten).

Die Untergattung läßt sich auf Grund der Form des Legebohrers in zwei Artengruppen gliedern:

1. Artengruppe *striola* Thomson mit den Arten *striola, luteicornis* (Hellén), *terebrator* (Horstmann), *asper* spec. nov., *hungaricus* spec. nov., *intermedius* spec. nov. und *ungularis* spec. nov.: Bohrer schlank, dorsal vor dem Ende rundlich und relativ flach ausgerandet.
2. Artengruppe *coeliodicola* Silvestri mit den Arten *ensifer* Brischke, *coeliodicola, lapponicus* Hellén, *spiracularis* Horstmann und *rossicus* spec. nov.: Bohrer mäßig schlank bis sehr hoch, vor dem Ende schmal und tief eingeschnitten. Bei *ensifer* fehlt dieser Einschnitt, sonst ist die Art *coeliodicola* sehr ähnlich (bei dieser Art ist der Einschnitt sehr klein). Ich kann also AUBERT (1979, S. 7) nicht darin folgen, *ensifer* in eine eigene Gattung *(Polemolochus* Aubert) zu stellen.

*Gonolochus* Förster: Nach TOWNES (1971, S. 35) unterscheidet sich die Gattung *Gonolochus* von *Tersilochus* und *Pectinolochus* durch die grobe Punktierung von Schläfen, Mesoscutum und Mesopleuren auf glattem Grund und durch das breite Fenster des rücklaufenden Nervs. Diese Charakterisierung trifft aber nur auf *fenestralis* Thomson zu, die einzige von TOWNES berücksichtigte Art. Sie ist aus zwei Gründen unbefriedigend: Einmal sind die beiden genannten Merkmale nicht streng korreliert; die gleiche Ausbildung des rücklaufenden Nervs findet sich auch bei anderen Arten (vgl. unten). Zum anderen gibt es in Europa zumindest noch eine weitere nah verwandte *Gonolochus*-Art *(thuringiacus* Schmiedeknecht), die auf gekörneltem und mattem Grund punktiert ist.

Ich hatte *Gonolochus* vor allem auf Grund einer vollständigen Hypostomalleiste von den verwandten Gattungen abgetrennt (HORSTMANN 1971, S. 52), aber dieses Merkmal ist auch nicht eindeutig und zudem etwas variabel. Die Stärke der Punktierung ist ebenfalls kein sicheres Merkmal, sie nimmt von *fenestralis* über *thuringiacus* und *stenocari* Gregor bis zu *caudatus* Holmgren stetig ab, ohne daß eine vernünftige Grenze zu ziehen wäre. Das Fenster des rücklaufenden Nervs erstreckt sich zwar bei den von mir zu *Gonolochus* gestellten Arten *(caudatus, fenestralis, thuringiacus, stenocari)* in gleicher Weise über etwa zwei Drittel, ist aber zum Beispiel auch bei *Tersilochus fulvipes* Gravenhorst und *jocator* Holmgren in der Regel ebenso groß. Auch sonst konnte ich kein eindeutiges Merkmal zur Abtrennung der Gattung finden.

Andererseits sind die genannten vier Arten einander recht ähnlich und wohl doch untereinander näher verwandt als mit anderen Arten. Folgende gemeinsamen Merkmale sind in ihrer Kombination charakteristisch: Clypeus auf der Basalhälfte deutlich punktiert, ohne abgesetzte mediane Punktquerreihe, Punkte stellenweise mindestens so breit wie die Zwischenräume; Hypostomalleiste ausgebildet; Sternauli etwa halb so lang wie die Mesopleuren; Fenster etwa so lang wie zwei Drittel des rücklaufenden Nerven; Area basalis ausgebildet, wenn auch oft undeutlich; Thyridien mindestens so lang wie breit. Diese Merkmale reichen aber meines Erachtens höchstens zur Abtrennung einer Untergattung aus (stat. nov.). Innerhalb dieser Untergattung steht *caudatus* durch den kaum punktierten Kopf und Thorax, den langen, weitgehend glatten Petiolus und das kompresse Abdomen isoliert.

*Tersilochus* Holmgren s. str.: Nachdem einige Arten jetzt in andere Gattungen oder Untergattungen gestellt worden sind (vgl. bei *Gelanes* und *Pectinolochus*), läßt sich diese Untergattung übersichtlicher gliedern, und zwar zunächst mit Hilfe der Form der Bohrerspitze:

1. Artengruppe *jocator* Holmgren mit den Arten *triangularis* Gravenhorst, *fulvipes* Gravenhorst, *jocator*, *tripartitus* Brischke, *filicornis* Thomson, *similis* Szépligeti, *microgaster* Szépligeti, *obscurator* Aubert, *brevissimus* spec. nov., *petiolaris* spec. nov. und *rufovarius* spec. nov.: Bohrerspitze dorsal mit zwei spitzen Zähnen, ventral deutlich, wenn auch fein gezähnt.
2. Artengruppe *obliquus* Thomson mit den Arten *heterocerus* Thomson, *longicornis* Thomson, *obliquus*, *subdepressus* Thomson, *liopleuris* Thomson, *nitidipleuris* Horstmann, *thyridialis* Horstmann, *longicaudatus* Horstmann, *curvator* spec. nov., *ruberi* spec. nov und *varius* spec. nov.: Bohrerspitze dorsal höchstens mit abgerundeten Zähnen, ventral nur selten fein gezähnt.

In der Artengruppe *jocator* bilden die Arten *triangularis*, *tripartitus*, *filicornis*, *similis*, *microgaster* und *obscurator* eine Untergruppe eng verwandter Arten, die sich durch relativ lange Sternauli (oft so lang wie die Mesopleuren) und die dunkle Körperfarbe auszeichnen. Die Arten *fulvipes*, *jocator*, *brevissimus*, *petiolaris* und *rufovarius* sind untereinander nicht besonders nah verwandt. In der Artengruppe *obliquus* lassen sich fünf Untergruppen erkennen: *liopleuris* und *curvator* stimmen durch den am Ende deutlich aufgebogenen Bohrer überein (und sind zudem beides Arten mit überwiegender nördlicher Verbreitung), *heterocerus* und *subdepressus* durch den kurzen Petiolus (vgl. Tab. 1) und die dorsal stumpf gezähnte Bohrerspitze, *longicornis* und *nitidipleuris* durch die langen und kräftig ausgebildeten Sternauli und *thyridialis* und *longicaudatus* durch den Basalkiel des Mittelsegments und den schmalen Verbindungssteg zwischen Mittelsegmentstigma und Seitenleiste. Die Arten *obliquus*, *ruberi* und *varius* schließlich besitzen keine besonderen gemeinsamen Merkmale.

### 3. *Gelanes* gen. nov.

*Gelanes* gen. nov.
Typusart: *Thersilochus fusculus Holmgren.*

Die Arten dieser neuen Gattung, soweit sie bekannt waren, wurden bisher von Townes zu *Allophroides*, von mir zu *Tersilochus* gestellt (vgl. oben unter *Allophroides*). *Gelanes* unterscheidet sich von *Tersilochus* vor allem durch die Struktur von Schläfen, Thorax,

Mittelsegment und erstem Abdominalsegment (unterschiedlich punktiert auf fast glattem Grund), dazu von den meisten *Tersilochus*-Arten durch den relativ kurzen Petiolus und langen Postpetiolus (vgl. Tab. 1). Von *Allophroides* unterscheidet sie sich durch die folgenden Merkmale:

| | *Allophroides* | *Gelanes* |
|---|---|---|
| Fühler | 15–19gliedrig, sehr gedrungen | 20–25gliedrig, normal |
| Augen | beim Männchen stark vergrößert | normal |
| Kopf und Thorax | gekörnelt, matt, nicht punktiert | weitgehend mit glattem Grund, fein bis deutlich punktiert |
| Radiusanhang | etwa halb so lang wie die Breite des Pterostigmas | länger als die Breite des Pterostigmas |
| Klauen | gekämmt | nicht gekämmt |
| erstes Abdominalsegment | gekörnelt und/oder längsgestreift, matt, nur die Spitze glatt | glänzend, fast glatt |

Augen und Ocellen nicht vergrößert; Schläfen wenig bis deutlich verengt; oberer Mandibelzahn wenig länger als der untere; Clypeus im Profil flach oder im Zentrum konkav, basal fein gekörnelt und deutlich zerstreut punktiert, überwiegend glatt, Endrand insgesamt vorgerundet, in der Mitte (über etwa ein Drittel der Gesamtbreite) deutlich abgestutzt; Wangenfurche deutlich kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 20–25gliedrig, etwa fadenförmig, erreichen die Abdomenbasis; Hypostomalleiste verloschen, ihr Bereich glatt; Gesicht fein gekörnelt und dazu fein punktiert; Stirn unterschiedlich; Scheitel und Schläfen auf fast oder ganz glattem Grund unterschiedlich punktiert; Thorax ebenfalls mit fast oder ganz glattem Grund; Notauli kurz, aber deutlich; Scutellum nur basal gerandet; Sternauli weniger als halb so lang wie die Mesopleuren, oft verloschen; vordere Mesosternalquerleiste ohne Besonderheiten; Radiusanhang recht lang, mindestens so lang wie die Breite des Pterostigmas, erreicht die Flügelspitze durchaus nicht; Pterostigma normal, schmäler als die Länge des ersten Radiusabschnitts; Areolarquernerv etwa doppelt so lang wie der zweite Abschnitt des Cubitus; Fenster gut halb so lang wie der rücklaufende Nerv; Brachialzelle geschlossen; Mediella apikal wenig gebogen; Nervellus etwa vertikal (variabel); Klauen nicht gekämmt, klein; Tibiensporne III kurz; Mittelsegment nicht besonders kurz; obere Felder mit fast oder ganz glattem Grund, glänzend; Area basalis sehr schmal oder Seitenbegrenzungen zu einem undeutlichen Kiel verschmolzen; Area postica vollständig geteilt; Mittelfeld flach, in der Regel fein gerunzelt und glänzend; Stigmen um einen bis zwei Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, Verbindungssteg schmal; Petiolus kurz; Postpetiolus schlank; Stigmen wenig hinter der Mitte des ersten Segments; Glymmen vorhanden, am Ende des Petiolus wenig vor der Mitte des ersten Segments liegend; Dorsolateralleisten am Petiolus vorhanden; Postpetiolus überwiegend oder ganz glatt; Thyridien sehr unterschiedlich; Bohrerspitze unterschiedlich.

Wirte sind nicht bekannt. Die Arten sind Frühjahrstiere.

## 4. Revidierte Tabelle der Gattungen und Untergattungen

1. Rücklaufender Nerv interstitial oder antefurcal; Sternauli schwach entwikkelt oder fehlend; Stigmen des Mittelsegments um 3–5 Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Glymmen fehlen . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –2

– Rücklaufender Nerv meist postfurcal, selten interstitial; Sternauli unterschiedlich; Stigmen des Mittelsegments unterschiedlich gelegen; Glymmen meist vorhanden . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –3

2. Mundwerkzeuge deutlich kürzer als die Höhe des Kopfes; rücklaufender Nerv interstitial oder wenig antefurcal.
1. *Phradis* Förster

– Maxillarpalpen (oft auch zusätzlich andere Teile der Mundwerkzeuge) verlängert, etwa so lang wie die Höhe des Kopfes; rücklaufender Nerv weit antefurcal.
2. *Heterocola* Förster –2a

2a. Maxillen und Labium deutlich kürzer als die Maxillarpalpen; Hypostomalleiste verloschen, ihr Bereich gekörnelt; Kopf und Thorax gekörnelt, nur zuweilen fein punktiert.
Subgen. *Heterocola* Förster

– Maxillen und Labium knapp so lang wie die Maxillarpalpen; Hypostomalleiste vorhanden, durch begleitende Runzeln oft undeutlich; Schläfen und Mesopleuren auf glattem Grund kräftig punktiert.
Subgen. *Heterocoloides* Horstmann

3. Area basalis als Kiel ausgebildet (sehr selten durch Runzeln undeutlich oder fast verloschen); Glymmen, wenn vorhanden, klein und auf der Seitenfläche des Petiolus vor seinem Ende liegend . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –4

– Area basalis in der Regel durch zwei Längsleisten deutlich umgrenzt, gelegentlich als Kiel oder Längsgrube ausgebildet oder durch Runzeln undeutlich; Glymmen immer vorhanden, am Ende der Seitenfläche des Petiolus liegend, durch eine Furche mit der Unterseite des Postpetiolus verbunden. –6

4. Brachialzelle an der Spitze geschlossen (von einem kleinen Fenster abgesehen), Nerv aber oft unpigmentiert; Glymmen oft vorhanden.
3. *Diaparsis* Förster –4a

– Brachialzelle an der Spitze breit offen; Glymmen verloschen . . . . . . . . . . –5

4a. Vordere Mesosternalquerleiste an ihrem Dorsalende gerade, in sehr spitzem Winkel auf den Vorderrand des Mesothorax treffend; Basalkiel des Mittelsegments fast so lang wie die Area postica.
Subgen. *Nanodiaparsis* Horstmann

– Vordere Mesosternalquerleiste an ihrem Dorsalende deutlich nach außen aufgebogen und in einem Winkel von 60–90° auf den Vorderrand des Mesothorax treffend; Basalkiel des Mittelsegments weniger als halb so lang wie die Area postica . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –4b

4b. Hypostomalleiste verloschen; Azetabulae nicht ausgebildet; Sternauli ganz verloschen.
Subgen. *Pseudaneuclis* Horstmann

– Hypostomalleiste vollständig; Azetabulae mehr oder weniger deutlich zweilappig; Sternauli zumindest durch Runzeln angedeutet . . . . . . . . . . . . . . –4c

4c. Wangenleiste nach außen aufgebogen, von den Schläfen durch eine fein geriefte Furche getrennt, Treffpunkt mit der Hypostomalleiste nach ventral in Richtung auf die Mandibeln zu einer Spitze ausgezogen.
Subgen. *Ischnobatis* Förster

– Wangenleiste als feine Kante ausgebildet, Treffpunkt mit der Hypostomalleiste nach distal mehr oder weniger stark vorgezogen.
Subgen. *Diaparsis* Förster

5. Stirn, Scheitel und Schläfen glatt; rücklaufender Nerv ganz verloschen; Bohrer am Ende geschlängelt.
4. *Sathropterus* Förster

– Kopf in der Regel gekörnelt; rücklaufender Nerv zumindest zum Teil pigmentiert; Bohrer einfach gebogen.
5. *Aneuclis* Förster

6. Clypeus im Profil flach, fast ganz gekörnelt, Spitze zuweilen glatt, aber von der Basis nicht scharf abgesetzt, Endrand in der Mitte deutlich abgestutzt; Fühler kräftig, fast körperlang; Sternauli über die ganze Breite der Mesopleuren reichend; Thyridien beim Weibchen wenig kürzer als, beim Männchen etwa so lang wie breit.
6. *Epistathmus* Förster

– Clypeus im Profil in der Regel etwas rundlich vorgewölbt, Basis gekörnelt und meist grob punktiert, Endhälfte (oder Enddrittel) glatt, gelegentlich mit schwacher Querfurche, deutlich abgesetzt, Endrand meist breit und flach gerundet oder in der Mitte undeutlich abgestutzt; Thyridien unterschiedlich . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –7

7. Sternauli als Grubenreihe oder Furche über mehr als die Hälfte der Mesopleuren reichend (Ausnahme *Probles longicaudator*) und gleichzeitig Thyridien beim Weibchen mindestens so lang wie breit, beim Männchen mindestens zweimal so lang wie breit; in der Regel Herbsttiere (Flugzeit VI–X). –8

– Sternauli und/oder Thyridien kürzer, in der Regel Frühjahrstiere (Flugzeit III–V) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –10

8. Sporne der Tibien III etwa halb so lang wie die Metatarsen, schlank und gerade; Bohrer stark depreß.
7. *Spinolochus* Horstmann

– Sporne der Tibien III weit kürzer; Bohrer unterschiedlich . . . . . . . . . . . –9

9. Sternauli etwa horizontal verlaufend, fast oder ganz gerade und/oder Sporne der Tibien III am Ende deutlich gebogen und/oder Bereich der Area basalis mehr als halb so lang wie die Area postica.
8. *Barycnemis* Förster

– In mindestens zwei Merkmalen abweichend.
9. *Probles* Förster –9a

9a. Schläfen lang, hinter den Augen wenig verengt; Bereich der Sternauli stark gerunzelt; Area basalis als Kiel ausgebildet, mehr als halb so lang wie die Area postica; Mittelsegment stark gerunzelt; Thyridien nur etwa so lang wie breit; Bohrer vor dem Ende abrupt verjüngt und zu einer dünnen Spitze ausgezogen.
Subgen. *Rugodiaparsis* Horstmann

– Schläfen unterschiedlich; Area basalis in der Regel durch zwei Leisten begrenzt, kürzer; Mittelsegment nicht stark gerunzelt; Thyridien länger; Bohrerspitze abweichend . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –9b

9b. Schläfen (von oben gesehen) mindestens so lang wie die Breite der Augen, oft länger, und wenig verengt; Notauli schwach; Bohrer vor der Spitze geschlängelt.
Subgen. *Microdiaparsis* Horstmann

– Schläfen in der Regel kürzer; Notauli vorn deutlich; Bohrer gleichmäßig schwach gebogen . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –9c

9c. Gesicht vorgezogen; Wangenfurche knapp zweimal so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Mandibeln schlank, parallelseitig; Zähne etwa gleichlang.
Subgen. *Rhynchoprobles* Horstmann

– Wangenfurche höchstens so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Mandibeln in der Regel zum Ende verjüngt; oberer Zahn größer als der untere . . . –9d

9d. Clypeus im Profil einheitlich schwach gewölbt (Ausnahme *truncorum*); Schläfen in der Regel kürzer als die Breite der Augen; von den Sternauli gehen nach ventral nur selten Runzeln aus; Körperlänge etwa 3–5 mm.
Subgen. *Euporizon* Horstmann

– Clypeus am Ende des basalen Drittels mit einem schwachen Querwulst, davor mit schwacher Querrinne, oft auch mit Querriefen; Schläfen etwa so lang wie die Breite der Augen; Sternauli als Furche oder Grubenreihe, von der nach ventral deutlich Runzeln ausgehen; Körperlänge etwa 5–6 mm.
Subgen. *Probles* Förster

10. Kopf und Thorax mit fast glattem Grund, unterschiedlich stark punktiert; auch Postpetiolus überwiegend oder ganz glatt; Glymmen vor der Mitte des ersten Abdominalsegments liegend.
10. *Gelanes* gen. nov.

– Kopf und Thorax mit gekörneltem Grund und/oder Glymmen hinter der Mitte des ersten Segments liegend . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –11

11. Facettenaugen des Männchens stark vergrößert; Fühler weniger als 20gliedrig, oft sehr kurz; Klauen deutlich gekämmt; Glymmen vor der Mitte des ersten Segments liegend.
11. *Allophroides* Horstmann

– Facettenaugen nicht vergrößert; Fühler normal, oft mehr als 20gliedrig; Klauen unterschiedlich; Glymmen in der Regel hinter der Mitte des ersten Segments liegend.
12. *Tersilochus* Holmgren –11a

11a. Klauen gekämmt (oft schwer zu sehen).

Subgen. *Pectinolochus* Aubert

– Klauen nicht gekämmt . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –11b

11b. Hypostomalleiste ausgebildet; Kopf und Thorax häufig deutlich punktiert (Ausnahme *caudatus*); Sternauli nur schwach ausgebildet, in der Regel weniger als halb so lang wie die Mesopleuren; Fenster etwa so lang wie zwei Drittel der Länge der rücklaufenden Nerven; Area basalis durch zwei Leisten begrenzt; Thyridien mindestens so lang wie breit.

Subgen. *Gonolochus* Förster

– Hypostomalleiste in der Regel verloschen; Kopf und Thorax selten deutlich punktiert; Sternauli unterschiedlich; Fenster des rücklaufenden Nerven in Regel kürzer; Area basalis und Thyridien unterschiedlich.

Subgen. *Tersilochus* Holmgren

## III. Bemerkungen zu früher behandelten Arten

### 1. Berichtigungen und Ergänzungen zur Nomenklatur und Taxonomie

*Phradis minutus* (Bridgman): Die im ersten Teil dieser Revision (Horstmann 1971, S. 75) kurz charakterisierten Männchen werden regelmäßig zusammen mit den Weibchen dieser Art gefangen. Die Zuordnung erscheint deshalb jetzt gesichert. Von den Männchen von *brevicornis* Horstmann unterscheiden sie sich nur durch die mehrgliedrigen Fühler.

*Heterocola linguaris* (Haliday): syn. nov. *H. punctulata* (Szépligeti). Lektotypus von *Porizon linguaris* Haliday (1838, S. 117f.) von Fitton bestimmt (♀): „2397" (Dublin) (vgl. Fitton 1976, S. 335).

*Diaparsis (Nanodiaparsis) aperta* (Thomson): Das Männchen dieser Art fand sich in Berlin: Fühler 24gliedrig, gedrungen, fadenförmig, alle Glieder wenig länger als breit; Thyridien 2–3mal so lang wie breit, schwach ausgebildet; zweites und drittes Abdominalsegment stellenweise rotbraun; sonst wie ♀.

*Aneuclis brevicauda* (Thomson): Das Männchen dieser Art ist durch die glänzenden, stellenweise fast glatten Schläfen gekennzeichnet (Horstmann). Die Länge des Areolarquernervs ist variabel und zur Kennzeichnung der Art nicht geeignet.

*Spinolochus laevifrons* (Holmgren): Das Männchen dieser Art fand sich in Coll. Stelfox (Washington) und in meiner Sammlung: Fühler 24–26gliedrig, etwas zugespitzt, mittlere Glieder etwa eineinhalbmal so lang wie breit; zweites Abdominalsegment etwa so lang wie breit; sonst etwa wie ♀.

*Probles (Rugodiaparsis) ruficornis* (Szépligeti): In Coll. Papp fand sich eine größere Serie dieser Art, die eine bessere Beurteilung der Variabilität erlaubt. Die Weibchen unterscheiden sich von *crassipes* (Thomson) durch die mehrgliedrigen Fühler und die Lage der Mittelsegmentstigmen (vgl. Horstmann 1971, S. 113). Bei den Männchen liegen die Mittelsegmentstigmen um eineinhalb bis vier Durchmesser von der Seitenleiste entfernt. Da

dieses Merkmal wegen seiner Variabilität für die Trennung der Männchen nicht herangezogen werden kann und auch die Fühler bei den Männchen beider Arten 26–30gliedrig sind, lassen sich diese vorläufig nicht sicher unterscheiden.

*Probles (Euporizon) extensor* (Aubert): Lektotypus bestimmt (♀): „J. F. Aubert 11.8.1967 Col de Bretolet Hte Savoie" (Aubert) (vgl. Aubert 1971, S. 42).

*Probles (Euporizon) longicaudator* Aubert: Das Männchen dieser Art, das mit dem Weibchen in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt, fand sich in Coll. Sawoniewicz.

*Probles (Euporizon) lucidus* (Szépligeti): Eine erneute Untersuchung des Typus dieser Art bestätigte die schon geäußerte Vermutung, daß sie mit *corsicator* (Aubert) synonym ist (syn. nov.). Die Abgrenzung der Art von *rufipes* (Holmgren) bleibt unklar.

*Probles (Probles) flavipes* (Szépligeti): Der Fundort des Lektotypus dieser Art liegt in der Slowakei, nicht in Ungarn, wie fälschlich angegeben wurde (Horstmann 1971, S. 85).

*Gelanes fusculus* (Holmgren): Da ich diese Art früher von *Gelanes simillimus* spec. nov. nicht getrennt hatte, beziehen sich die im ersten Teil dieser Revision (Horstmann 1971, S. 116) publizierten Verbreitungsangaben auf beide Arten. Folgende Angaben wurden inzwischen überprüft und bestätigt: Mittelschweden (Holmgren, Townes), Südfinnland (Jussila), Norddeutschland (Horstmann).

*Allophroides boops* (Gravenhorst) und *platyurus* (Strobl): Die Männchen beider Arten unterscheiden sich durch folgende Merkmale: Bei *platyurus* sind die hinteren Ocellen um einen halben Durchmesser, der vordere um einen Durchmesser von den Facettenaugen entfernt; bei *boops* liegen sie deutlich näher an diesen.

*Allophroides rufifemur* Horstmann: Der Fundort des Holotypus dieser Art heißt Baschi (Aubert in lit.).

*Tersilochus (Pectinolochus) coeliodicola* Silvestri: Die Zuordnung des Männchens ist fraglich geworden, weil in dem Zuchtmaterial aus *Coeliodes ruber* Marsh. eine zweite Art *(ruberi* spec. nov.) entdeckt worden ist, und ich die Männchen beider Arten nicht unterscheiden kann.

*Tersilochus (Pectinolochus) spiracularis* Horstmann: Beim Männchen dieser Art sind die Thyridien deutlich länger als breit.

*Tersilochus (Pectinolochus) terebrator* (Horstmann): Da jetzt drei Arten bekannt geworden sind, die sich im wesentlichen nur in der Form der Bohrerspitze unterscheiden *(striola* Thomson, *terebrator* Horstmann, *intermedius* spec. nov.), ist die Zuordnung der Männchen fraglich geworden.

*Tersilochus (Gonolochus) caudatus* Holmgren: Die Form der Bohrerspitze ist etwas variabel; bei einigen Exemplaren ist diese dorsal nur flach, bei anderen deutlich und relativ tief ausgerandet (Abb. 13–14). Ob diese Variation systematisch relevant ist, konnte ich nicht herausfinden.

*Tersilochus (Gonolochus) stenocari* Gregor: Bei Material aus Ungarn (Budapest) sind die Mesopleuren matt, mit gekörneltem Grund, und das Scutellum ist nur knapp bis zur Mitte gerandet.

*Tersilochus (Gonolochus) thuringiacus* (Schmiedeknecht): In einer von SCHMIEDEKNECHT zusammengestellten „Vergleichssammlung" (vgl. OEHLKE 1968, S. 320) in Ludwigsburg fanden sich 1♀ und 1♂ dieser Art mit der Beschriftung: „*Gonolochus thuringiacus* Schmiedek. ♀♂ Blanckenburg i. Th.". Es handelt sich dabei aller Wahrscheinlichkeit nach um Syntypen. Ich habe das Weibchen als Lektotypus festgelegt. Die Exemplare entsprechen der bisherigen Deutung der Art (vgl. HORSTMANN 1971, S. 111); auch die Zuordnung der Geschlechter wird durch diesen Fund bestätigt. Beim Weibchen sind die Fühler 23gliedrig, beim Männchen die mittleren Fühlerglieder nur wenig quer.

*Tersilochus (Tersilochus) filicornis* Thomson: Diese Art, von der ich weiteres Material erhielt (vgl. Kap. III, 2), scheint durch folgende Merkmale gekennzeichnet zu sein: vorletzte Fühlerglieder wenig länger als breit; Petiolus etwa so breit wie hoch; zweites Abdominalsegment etwa so lang wie der Postpetiolus, etwa 0,37mal so lang wie das erste Segment; Bohrerklappen etwa 1,3mal so lang wie das erste Segment. *Isurgus similis* Szépligeti gehört nach neueren Untersuchungen nicht zu dieser Art (vgl. unten).

*Tersilochus (Tersilochus) fulvipes* (Gravenhorst): Die Thyridien sind etwa so lang wie breit.

*Tersilochus (Tersilochus) heterocerus* Thomson): syn. nov. *Tersilochus vicinus* Jonaitis, Holotypus dieser Art (♀): „Vilnians rajonas Pavilnio sadas 1970. VI. 23 leg. V. JONAITIS" (JONAITIS); syn. nov. *Tersilochus stanionyteus* Jonaitis, Holotypus dieser Art (♀): „Silutes rajonas Piktupenai 1967. VI. 14 leg. A. STANIONYTE" (JONAITIS) (vgl. JONAITIS 1974, S. 1424f.). Die von JONAITIS (l. c.) genannten Unterschiede zu typischen *heterocerus*-Exemplaren *(vicinus:* Clypeusspitze gelbrot; *stanionyteus:* Stigmen des ersten Abdominalsegments prominent; beide: Clypeus im Profil etwas gerundet) kann ich nicht für so wichtig halten, um darauf neue Arten gründen zu können. In allen anderen Merkmalen stimmen die Typen mit *heterocerus* sehr gut überein.

*Tersilochus (Tersilochus) liopleuris* Thomson: Das Männchen ist dem Weibchen sehr ähnlich; die Fühler sind 23gliedrig; die Thyridien eineinhalbmal so lang wie breit (HINZ).

*Tersilochus (Tersilochus) longicaudatus* Horstmann: Das Männchen besitzt folgende Merkmale: Fühler 21–22gliedrig; Sternauli fast verloschen; Area basalis als Kiel; Mittelsegmentstigmen um einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Thyridien quer (Brüssel).

*Tersilochus (Tersilochus) longicornis* Thomson: Das Männchen besitzt folgende Merkmale: Fühler 22gliedrig, basale Geißelglieder gut zweimal so lang wie breit; Schläfen und Mesopleuren nur gekörnelt; Sternauli lang und deutlich; Mittelsegmentstigmen um eineinhalb Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Verbindungssteg breit; Petiolus lateral vollständig gestreift; Thyridien sehr kurz (Washington).

*Tersilochus (Tersilochus) nitidipleuris* Horstmann: Das Männchen könnte man auch zu *Probles* stellen (vgl. Kap. II, 2), denn die Sternauli sind lang und deutlich und die Thyridien sind etwas länger als breit. Die Fühler sind 26gliedrig. Sonst besteht zum Weibchen kein deutlicher Unterschied (VAN DER VECHT).

*Tersilochus (Tersilochus) obliquus* Thomson: Die Art ist recht variabel: die Fühler sind 18–21gliedrig; das Mittelsegment ist gelegentlich nur schwach gerunzelt; die Mittelsegmentstigmen sind gelegentlich um weniger als einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt.

*Tersilochus (Tersilochus) obscurator* Aubert: Entgegen früheren Angaben (HORSTMANN 1971, S. 118) sind die Bohrerklappen bei dieser Art in der Regel rund 1,7mal so lang wie das erste Abdominalsegment.

*Tersilochus (Tersilochus) similis* (Szépligeti): Es handelt sich vielleicht doch um eine eigene Art, von der bisher allerdings erst der Typus bekannt wurde. Sie unterscheidet sich von *filicornis* Thomson (vgl. oben) durch das auffällig kurze zweite Abdominalsegment (deutlich kürzer als der Postpetiolus; 0,28mal so lang wie das erste Segment).

*Tersilochus (Tersilochus) subdepressus* Thomson: Eine erneute Untersuchung des Typus hat ergeben, daß *Isurgus major* Szépligeti sicherlich zu dieser Art gehört (syn. nov.). Beim Weibchen ist die Bohrerspitze ventral sehr fein gezähnt (Abb. 186 in HORSTMANN 1971 ist in diesem Punkt irreführend). Beim Männchen sind die Fühler 22gliedrig, die Area basalis ist als scharfer Kiel ausgebildet, die Thyridien sind knapp so lang wie breit, und das Abdomen ist deutlich schlanker als beim Weibchen (Berlin).

*Tersilochus (Tersilochus) thyridialis* Horstmann: Beim Männchen sind die Fühler 21gliedrig, die Sternauli verloschen, die Mittelsegmentstigmen dicht an der Seitenleiste liegend und die Thyridien etwa zweimal so lang wie breit. Die Area basalis ist als deutlicher Kiel ausgebildet (HORSTMANN).

*Tersilochus (Tersilochus) tripartitus* Brischke: Eine erneute Untersuchung der Typen von *Thersilochus nigricans* Szépligeti hat ergeben, daß bei diesen die Bohrerspitze ventral ebenso gezähnt ist wie bei den anderen Arten der *jocator*-Artengruppe. Damit entfällt der einzige wesentliche Unterschied zu *melanogaster* Thomson und diese Art muß als Synonym zu *tripartitus Brischke* (syn. *nigricans* Szépligeti) gestellt werden (syn. nov.).

## 2. Neue Verbreitungsangaben

*Phradis brevicornis* Horstmann: Mittelschweden (Stockholm), Mittel- und Westdeutschland (Berlin), Nordostfrankreich (Berlin), Böhmen (ŠEDIVÝ), Mähren (Budapest), Österreich (HELLÉN).

*Phradis brevis* (Brischke): Irland (Washington), Mittelrußland (JUSSILA, TOWNES), Ungarn, Bulgarien (Budapest), Montenegro (ŠEDIVÝ).

*Phradis decrescens* (Thomson): Ungarn (Budapest).

*Phradis interstitialis* (Thomson): Irland (Washington), Polen (SAWONIEWICZ, Budapest), England (London), Niederösterreich, Istrien (Wien), Ukraine (Leningrad).

*Phradis minutus* (Bridgman): Irland (TOWNES, Washington), Polen (SAWONIEWICZ), Niederösterreich (TOWNES), Ungarn, Rumänien (Budapest).

*Phradis monticola* Szépligeti: Böhmen (ŠEDIVÝ), Ostösterreich (Wien), Südpolen (SAWONIEWICZ).

*Phradis morionellus* (Holmgren): Irland (Washington), England (London, Washington), Niederösterreich (TOWNES, Wien), Serbien, Anatolien (Budapest), Kaukasus (Leningrad).

*Phradis nigritulus* (Gravenhorst): Böhmen (ŠEDIVÝ), Bulgarien (Berlin), Sizilien (München).

*Phradis punctipleuris* Horstmann: Finnland (JUSSILA), Norddeutschland (München), Böhmen (ŠEDIVÝ), Niederösterreich (Wien), Slowenien (München), Ungarn, Kaukasus (Budapest).

*Heterocola (Heterocola) proboscidalis* (Thomson): Südpolen (SAWONIEWICZ), Böhmen (ŠEDIVÝ), Tirol, Niederösterreich (Wien), Ungarn, Rumänien, Serbien (Budapest), Mittel- und Westrußland, Ukraine (Leningrad).

*Heterocola (Heterocola) similis* Horstmann: Dänemark (HELLÉN).

*Heterocola (Heterocoloides) linguaris* (Haliday): England (Dublin), Belgien (Brüssel), Mittel- und Süddeutschland (HAESELBARTH, Berlin), Rumänien (Budapest).

*Heterocola (Heterocoloides) rufiventris* Horstmann: Böhmen (ŠEDIVÝ), Ukraine (Leningrad).

*Diaparsis (Nanodiaparsis) aperta* (Thomson): Belgien (THIRION).

*Diaparsis (Nanodiaparsis) frontella* (Holmgren): Ungarn (Budapest).

*Diaparsis (Pseudaneuclis) rara* (Horstmann): Ostösterreich (Wien).

*Diaparsis (Ischnobatis) stramineipes* (Brischke): Irland (Washington), Norddeutschland (Berlin), Südrußland, Ukraine, Kasachstan (VIKTOROV, Leningrad).

*Diaparsis (Diaparsis) carinifer* (Thomson): Irland, Niederösterreich, Serbien, Südfrankreich (Washington), Bessarabien (Prag), Sardinien (Wien).

*Diaparsis (Diaparsis) multiplicator* Aubert: Niederösterreich (Wien).

*Diaparsis (Diaparsis) nutritor* (Fabricius): Niederösterreich (Wien), Dalmatien (Wien), Montenegro (ŠEDIVÝ), Südrußland, Ukraine (VIKTOROV, Leningrad).

*Diaparsis (Diaparsis) truncata* (Gravenhorst): Ungarn (Budapest, Paris).

*Sathropterus pumilus* (Holmgren): Irland (Washington), Polen (SAWONIEWICZ), Slowakei (ŠEDIVÝ), Niederösterreich (Wien), Ungarn, Rumänien, Bulgarien (Budapest).

*Aneuclis anterior* Horstmann: Niederösterreich (Wien).

*Aneuclis brevicauda* (Thomson): Polen (SAWONIEWICZ), Böhmen (ŠEDIVÝ).

*Aneuclis incidens* (Thomson): Polen (Sawoniewicz), Südtirol (HAESELBARTH), Südfrankreich (TOWNES), Zentralspanien (Paris), Rumänien, Süditalien, Kreta (Budapest).

*Aneuclis maritimus* (Thomson): Ungarn, Serbien, Sibirien (Budapest), Südrußland (VIKTOROV).

*Aneuclis melanarius* (Holmgren): Irland (Washington), Niederlande (VAN DER VECHT), Böhmen (ŠEDIVÝ, TOWNES), Tirol (HAESELBARTH), Rumänien (Berlin, Budapest), Mazedonien/Jugoslawien, Sizilien (Budapest), Tunesien (Paris).

*Epistathmus crassicornis* Horstmann: Irland (Washington), Kurland (Berlin), Südpolen (SAWONIEWICZ), Westrußland (Leningrad), Schweiz (HAESELBARTH, Paris), Steiermark (HORSTMANN).

*Spinolochus laevifrons* (Holmgren): Irland (Washington), Niederlande (Zwakhals), Polen (Sawoniewicz).

*Probles (Rugodiaparsis) crassipes* (Thomson): Steiermark (Horstmann), Norditalien (München).

*Probles (Rugodiaparsis) ruficornis* (Szépligeti): Böhmen (Šedivý), Südjugoslawien (Budapest), Bessarabien (Leningrad).

*Probles (Microdiaparsis) microcephalus* (Gravenhorst): Irland (Townes, Washington), Schottland (Townes), Polen (Sawoniewicz), Kaukasus (Leningrad).

*Probles (Microdiaparsis) neoversutus* (Horstmann): Polen (Glowacki), Niederösterreich (Wien), Slowakei, Rumänien (Budapest), Mittelrußland (Leningrad).

*Probles (Microdiaparsis) versutus* (Holmgren) forma *typica:* Nordfinnland (Hinz), Schweiz (Haeselbarth), Ungarn, Rumänien (Budapest), Ukraine (Leningrad).

*Probles (Microdiaparsis) versutus* (Holmgren) forma *brevicauda:* Südschweden (Townes), Böhmen (Šedivý), Südfrankreich (Aubert), Montenegro (Šedivý), Kaukasus (Leningrad).

*Probles (Rhynchoprobles) longisetosus* (Hedwig): Süddeutschland (Townes), Schweiz, Zentralspanien (Paris), Montenegro (Wien).

*Probles (Euporizon) clavicornis* Horstmann: Niederösterreich (Wien).

*Probles (Euporizon) exilis* (Holmgren): Belgien (Thirion), Norddeutschland (Hinz, Berlin), Mähren (Šedivý), Österreich (Haeselbarth, Kopenhagen, Wien).

*Probles (Euporizon) gilvipes* (Gravenhorst) forma *typica:* Polen (Sawoniewicz), Slowakei (Šedivý), Niederösterreich (Wien).

*Probles (Euporizon) gilvipes* (Gravenhorst) forma *longicauda:* Süddeutschland (Boness), Ungarn (Budapest).

*Probles (Euporizon) longicaudator* Aubert: Finnland (Hellén), Polen (Sawoniewicz), Irland (Washington), Nordfrankreich (Aubert), Süddeutschland (Horstmann).

*Probles (Euporizon) lucidus* (Szépligeti): Deutschland (Thomson).

*Probles (Euporizon) marginatus* (Bridgman): Irland (Washington), Niederösterreich (Wien).

*Probles (Euporizon) montanus* Horstmann: Irland (Townes, Washington), England (Bridgman), Polen (Sawoniewicz), Böhmen (Townes), Nordrußland (Leningrad).

*Probles (Euporizon) nigriventris* Horstmann: Irland (Washington), Mittelschweden (Stockholm), Ungarn (Budapest), Montenegro (Šedivy), Kaukasus (Leningrad).

*Probles (Euporizon) rufipes* (Holmgren): Irland (Washington), Finnland (Jussila), Westrußland, Nordwestsibirien (Leningrad), Niederlande (van der Vecht, Zwakhals), Böhmen (Šedivy, Townes), Slowakei (Budapest), Tirol (Haeselbarth), Niederösterreich (Wien), Nordanatolien (Hinz).

*Probles (Euporizon) truncorum* (Holmgren): Irland (Washington), Mittelnorwegen (Berlin), Nordrußland (Leningrad).

*Probles (Euporizon) xanthopus* (Holmgren): Böhmen (Townes), Mittelrußland (Leningrad).

*Probles (Probles) brevivalvis* Horstmann: Norddeutschland (München).

*Probles (Probles) erythrostomus* (Gravenhorst): Irland (Washington), Rumänien (Budapest), Montenegro (Šedivý).

*Probles (Probles) flavipes* (Szépligeti): Irland (Washington), Polen (Sawoniewicz), Rumänien (Budapest), Nordanatolien (Hinz).

*Gelanes clypeatus* (Horstmann): Mitteldeutschland (Berlin), Niederösterreich (Wien).

*Gelanes fusculus* (Holmgren): Polen (Sawoniewicz), Tirol (Haeselbarth), Ungarn (Budapest).

*Allophroides boops* (Gravenhorst): Kurland (Berlin), Niederösterreich (Wien).

*Tersilochus (Pectinolochus) coeliodicola* Silvestri: Norddeutschland (Townes), Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Pectinolochus) ensifer* Brischke: Mittelschweden (Stockholm), Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Pectinolochus) lapponicus* Hellén: Irland (Washington), Nordfinnland (Hellén, Jussila), Mittel- und Südschweden (Townes, Stockholm), Dänemark (Kopenhagen), Niederösterreich (Wien), Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Pectinolochus) luteicornis* (Hellén): Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Pectinolochus) spiracularis* Horstmann: Nordschweden (Stockholm), Dänemark (Townes, Kopenhagen), Polen (Berlin), Mittelrußland (Viktorov), Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Pectinolochus) striola* Thomson: Mittelschweden (Stockholm), Kurland (Berlin), Irland (Washington), Belgien (Thirion), Böhmen (Šedivý), Niederösterreich (Wien), Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Pectinolochus) terebrator* (Horstmann): Irland (Washington), Dänemark (Kopenhagen), Böhmen (Šedivý).

*Tersilochus (Gonolochus) caudatus* Holmgren: Irland (Washington), Belgien (Thirion), Slowakei (Šedivy), West- und Mittelrußland, Ukraine, Kaukasus (Townes, Leningrad), Niederösterreich (Wien), Südjugoslawien (Budapest).

*Tersilochus (Gonolochus) fenestralis* Thomson: Ostpolen (Berlin), Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Gonolochus) stenocari* Gregor: Ungarn (Budapest), Istrien (Berlin).

*Tersilochus (Gonolochus) thuringiacus* (Schmiedeknecht): Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Tersilochus) filicornis* Thomson: Ungarn (Budapest), Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Tersilochus) fulvipes* (Gravenhorst): Böhmen, Mähren (Šedivý), Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Tersilochus) heterocerus* Thomson: Irland (Washington), Finnland (Hellén), Litauen (Jonaitis), Weißrußland (Viktorov), Böhmen, Mähren (Šedivý), Österreich (Townes, Wien), Ungarn (Budapest).

*Tersilochus (Tersilochus) jocator* Holmgren forma *typica:* Irland (Washington), Niederlande (Zwakhals), Belgien (Thirion), Polen (Sawoniewicz, Budapest), Mittel- und Südrußland, Ukraine, Kaukasus (Townes, Leningrad, Paris), Niederösterreich (Townes, Wien), Ungarn, Rumänien (Budapest), Norditalien (Frilli).

*Tersilochus (Tersilochus) jocator* Holmgren forma *longicauda:* Irland (Washington), Dänemark (Kopenhagen), Ungarn (Budapest), Mittelrußland, Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Tersilochus) liopleuris* Thomson: Irland (Washington).

*Tersilochus (Tersilochus) longicaudatus* Horstmann: Irland (Washington), Dänemark (Kopenhagen), Belgien (Brüssel), Zentralspanien (Paris).

*Tersilochus (Tersilochus) longicornis* Thomson: Irland (Washington).

*Tersilochus (Tersilochus) microgaster* (Szépligeti): Dänemark (Kopenhagen).

*Tersilochus (Tersilochus) nitidipleuris* Horstmann: Irland (Washington), Niederlande (van der Vecht), Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Tersilochus) obliquus* Thomson: Irland, Südengland (Washington), Nord- bis Süddeutschland (Haeselbarth, Berlin), Böhmen (Šedivý).

*Tersilochus (Tersilochus) obscurator* Aubert: Irland (Washington), Schweden (Townes), England (Budapest), Böhmen (Šedivý), Ungarn (Budapest), Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Tersilochus) subdepressus* Thomson: Dänemark (Kopenhagen), Böhmen (Šedivý), Süddeutschland (München), Niederösterreich (Wien).

*Tersilochus (Tersilochus) thyridialis* Horstmann: Mittel- und Westdeutschland (Berlin), Tirol (Berlin), Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Tersilochus) triangularis* (Gravenhorst): Südengland (Washington), Böhmen (Šedivý), Niederösterreich (Wien), Ungarn (Budapest), Ukraine (Leningrad).

*Tersilochus (Tersilochus) tripartitus* Brischke: Irland (Washington), Dänemark (Kopenhagen), Niederösterreich (Townes).

Berichtigung: Die Verbreitungsangabe „Zentralrußland" entfällt für die Arten *Diaparsis (Ischnobatis) stramineipes* (Brischke), *Diaparsis (Diaparsis) nutritor* (Fabricius), *Aneuclis maritimus* (Thomson) und *Tersilochus (Tersilochus) heterocerus* Thomson (Material aus Coll. Viktorov).

## 3. Neue Wirtsangaben

*Phradis brevis* (Brischke): aus *Meligethes difficilis* Heer (Nitidulidae) (Horstmann).

*Phradis interstitialis* (Thomson): aus *Meligethes difficilis* Heer (Nitidulidae) (Horstmann). Beide *Phradis*-Arten schwärmen in Mitteleuropa häufig um *Lamium album*, die Futterpflanze ihres Wirts.

*Diaparsis (Nanodiaparsis) frontella* (Holmgren): aus *Scolytus rugulosus* (Müller) (Scolytidae) (Šedivý).

*Diaparsis (Diaparsis) multiplicator* Aubert: aus *Curculio villosus* Fabricius (Curculionidae) (Aubert 1969, S. 46).

*Diaparsis (Ischnobatis) stramineipes* (Brischke): aus *Curculio salicivorus* Paykull (Curculionidae) (Shaw).

*Aneuclis brevicauda* (Thomson): aus *Phyllotreta nemorum* (Linnaeus) (Chrysomelidae) (Sommer).

*Probles (Rhynchoprobles) longisetosus* (Hedwig): aus *Dichotrachelus manueli* Marseul (Curculionidae) (Osella 1970, S. 469 f.).

*Probles (Euporizon) exilis* (Holmgren): aus *Cis boleti* (Scopoli) (Cisidae) (Kopenhagen).

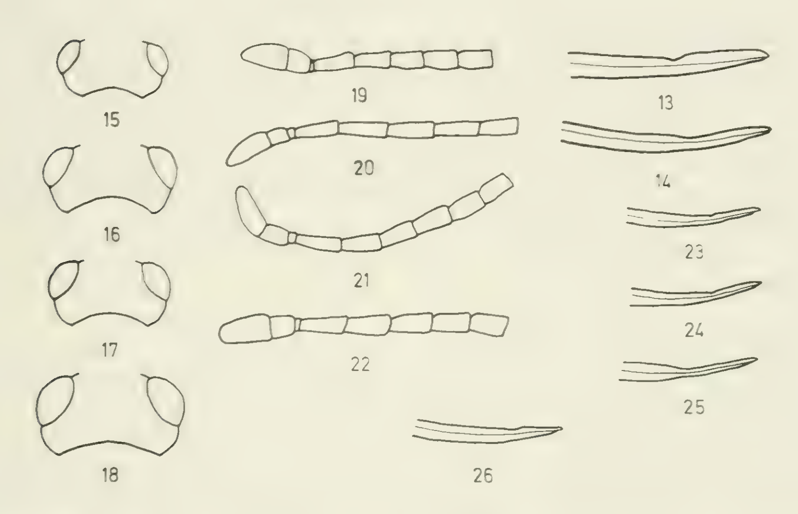



Abb. 13–14: Gattung *Tersilochus*. 13: *caudatus* ♀ (Lektotypus), Bohrerspitze; 14: *caudatus* ♀ (Var.), Bohrerspitze.

Abb. 15–26: Gattung *Phradis*. 15: *polonicus* ♀, Schläfenform; 16: *rufiventris* ♀, Schläfenform; 17: *terebrator* ♀, Schläfenform; 18: *thyridialis* ♀, Schläfenform; 19: *polonicus* ♀, Fühlerbasis; 20: *rufiventris* ♀, Fühlerbasis; 21: *terebrator* ♀, Fühlerbasis; 22: *thyridialis* ♀, Fühlerbasis; 23: *polonicus* ♀, Bohrerspitze; 24: *rufiventris* ♀, Bohrerspitze; 25: *terebrator* ♀, Bohrerspitze; 26: *thyridialis* ♀, Bohrerspitze.

## IV. Neue Arten*

### 1. Gattung *Phradis* Förster

a) *Phradis polonicus* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): ,,Pieniny, Miaki 7.5.72 leg. K. Winnik" (bei Krościenko/Südpolen) (SAWONIEWICZ).

Paratypen: 8♀♀, 9♂♂ vom gleichen Fundort, Fangdaten 5.–7.5.72 (SAWONIEWICZ, 2♀, 2♂ HORSTMANN).

Die neue Art steht neben *P. punctipleuris* Horstmann und *interstitialis* (Thomson), weicht aber von beiden durch die Bohrerform ab, dazu von *punctipleuris* durch die nicht punktierten Mesopleuren, von *interstitialis* durch den kürzeren Bohrer.

♀: Schläfen kurz und sehr stark verengt (Abb. 15); Wangenfurche etwas kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 17gliedrig (Abb. 19), mittlere Glieder wenig länger als breit, vorletzte so lang wie breit; Kopf und Thorax gekörnelt; Schläfen und Mesopleuren glänzend; Sternauli als kurze Grubenreihe deutlich ausgebildet; rücklaufender Nerv interstitial; Area basalis knapp zweimal so lang wie breit; Area postica vollständig geteilt, Mittelfeld etwas eingesenkt, nur gekörnelt; Petiolus dorsal glatt, lateral überwiegend gestreift; Thyridien knapp zweimal so lang wie breit; Bohrer relativ kräftig, schwach gekrümmt, dorsal vor der Spitze sehr flach ausgerandet (Abb. 23).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeusspitze und Beine gelb; Tegulae, alle Coxen und die Trochanteren und Femora III braun.

Kopf 64 breit; Thorax 103 lang, 47 breit; erstes Segment 61 lang; Postpetiolus 24 lang, 14 breit; zweites Segment 37 lang, 20 breit; Bohrerklappen 65 lang; Körper etwa 310 lang.

♂: Fühler etwa 18gliedrig, sonst wie ♀.

Verbreitung: Polen (SAWONIEWICZ), Frankreich (Paris)

Flugzeit: V.

b) *Phradis rufiventris* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): ,,Feuerschiff Kiel Gelb Tag Vordeck 13.–27.6.63" (vgl. HORSTMANN 1969, S. 46f.) (HORSTMANN).

Paratypen: 1♀ ,,Árpástó D. Kiss", 1♀ ,,Miskolctapolca 1960. VI. 9", ,,leg. Soós, Á.", 1♀ ,,Hercegovina Jablanica", ,,25. V. 1916 Apfeel." (alle Budapest).

Diese Art wurde von mir bisher als *Phradis brevis* var. bezeichnet (HORSTMANN 1971, S. 69). Sie stimmt in der Bohrerform mit *brevis* (Brischke) überein, weicht aber durch die geringere Fühlergliederzahl und die stets deutlich eingedrückte Area postica ab.

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 16); Wangenfurche wenig kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 13gliedrig (Abb. 20), mittlere Glieder etwa eineinhalbmal so lang wie breit, vorletzte wenig länger als breit; Kopf und Thorax gekörnelt; Schläfen und Speculum der Mesopleuren sehr fein gekörnelt und stark glänzend; Sternauli als kurze Reihe von Gruben oder Runzeln angedeutet; Azetabulae deutlich, wenn auch schmal; rücklaufender Nerv interstitial oder wenig postfurcal; Area basalis etwa so

---

* Angaben, die in der Diagnose der Gattungen oder Artengruppen (vgl. auch HORSTMANN 1971) erscheinen, werden bei der Beschreibung der Arten nicht wiederholt.

lang wie breit, oft durch Runzeln undeutlich; Area postica vollständig geteilt; Mittelfeld deutlich eingedrückt, nur gekörnelt; Petiolus dorsal glatt, lateral fein gestreift; Thyridien knapp zweimal so lang wie breit; Bohrer relativ kräftig, schwach gekrümmt, Spitze (Abschnitt hinter der dorsalen Ausrandung) etwa von einem Sechstel der Bohrerklappenlänge, etwa zweimal so lang wie die größte Höhe des Bohrers (Abb. 24).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeus (fast ganz), Fühlerbasis (bis zum zweiten bis sechsten Glied, variabel), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbrot; Coxen II und III dunkel (selten auch Coxen I); Abdomen hinter dem ersten Segment gelbbraun bis braun überlaufen.

Kopf 72 breit; Thorax 105 lang, 53 breit; erstes Segment 64 lang; Postpetiolus 24 lang, 15 breit; zweites Segment 43 lang, 25 breit; Bohrerklappen 74 lang; Körper etwa 290 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Norddeutschland (Horstmann), Ungarn, Rumänien, Jugoslawien (Budapest), Ukraine (Leningrad).

Flugzeit: V–VI.

c) *Phradis terebrator* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Partschins, Südtirol, 675 m, H/20.7.66 Hbth." (Horstmann).

Paratypen: 1♀ „Bükkszentlélek Környéke, rét", „1970. VI. 18 leg. Szelényi" (Budapest), 1♀ ohne Fundort ex Coll. Förster (Berlin).

Die neue Art steht neben *brevis* (Brischke). Sie unterscheidet sich von dieser durch die punktierten Mesopleuren und durch die Form der Bohrerspitze. Diese ist bei *brevis* etwa doppelt so lang wie die größte Höhe des Bohrers, bei *terebrator* viermal so lang.

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 17); Wangenfurche etwa halb so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Fühler 15gliedrig (Abb. 21), mittlere Glieder etwa eineinhalbmal so lang wie breit, vorletzte wenig länger als breit; Kopf und Thorax gekörnelt; Schläfen und Mesopleuren glänzend; Speculum mit fast glattem Grund; Mesopleuren neben der Körnelung fein zerstreut punktiert; Sternauli als kurze Grubenreihe deutlich ausgebildet; Azetabulae schwach ausgebildet; rücklaufender Nerv wenig antefurcal; Area basalis etwa so lang wie breit, durch Runzeln sehr undeutlich; Area postica nicht immer vollständig geteilt; Mittelfeld flach, innen fein gerunzelt; Petiolus dorsal stellenweise fein gekörnelt, sonst glatt, lateral überwiegend gestreift; Thyridien fast zweimal so lang wie breit; Bohrer relativ kräftig, schwach gekrümmt, Spitze (Abschnitt hinter der dorsalen Ausrandung) etwa von einem Drittel der Bohrerklappenlänge, etwa viermal so lang wie die größte Höhe des Bohrers (Abb. 25).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Tegulae, Flügelbasis und Femora bräunlich; Tibien und Tarsen gelbbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment braun überlaufen.

Kopf 70 breit; Thorax 107 lang, 51 breit; erstes Segment 60 lang; Postpetiolus 24 lang, 17 breit; zweites Segment 39 lang, 19 breit; Bohrerklappen 67 lang; Körper etwa 280 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Ungarn (Budapest), Südtirol (Horstmann).

Flugzeit: VI–VII.

d) *Phradis thyridialis* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Vörs allami erdö", „1930. V. 15.", „Halászty Soós" (Budapest).

Paratypen: 9♀♀ von verschiedenen Fundorten in Ungarn und Rumänien (Budapest, 1♀ HORSTMANN), 1♀ „Cranz (O. Pr.) 4.–17. VI. 1927 Hedicke", 1♀ „Berlin, Finkenkrug 18. V. 04 Grünberg S. G." (beide Berlin).

Diese Art hatte ich früher als Varietät zu *morionellus* (Holmgren) gestellt (HORSTMANN 1971, S. 73). Sie unterscheidet sich von dieser durch die kürzere Area basalis, die eingedrückte Area postica (bei *morionellus* ist das Mittelfeld flach) und die längeren Thyridien.

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 18); Wangenfurche etwas kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 16gliedrig (Abb. 22), mittlere Glieder etwa eineinhalbmal so lang wie breit, vorletzte wenig länger als breit; Kopf und Thorax gekörnelt; Schläfen und Mesopleuren ziemlich matt, nur Speculum glänzend; Sternauli als kurze Grubenreihe angedeutet; Azetabulae kurz; rücklaufender Nerv interstitial; Area basalis knapp so lang wie breit; Area postica vollständig geteilt; Mittelfeld etwas eingedrückt, nur gekörnelt oder stellenweise mit feinen Quer-Körnelreihen; Petiolus dorsal mit feinen Körnelreihen oder Streifen, lateral gestreift; Thyridien etwa so lang wie breit; Bohrer relativ kräftig, schwach gebogen, dorsal vor der Spitze flach ausgerandet (Abb. 26).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne verdunkelt), Schaft unten (variabel), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbbraun; Tegulae oft bräunlich; Coxen II und III verdunkelt; Abdomen hinter dem ersten Segment gelegentlich braun überlaufen.

Kopf 83 breit; Thorax 121 lang, 62 breit; erstes Segment 66 lang; Postpetiolus 28 lang, 24 breit; zweites Segment 37 lang, 29 breit; Bohrerklappen 102 lang; Körper etwa 290 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Ostpreußen/UdSSR (Berlin), Polen (SAWONIEWICZ), Norddeutschland (Berlin), Ungarn, Rumänien (Budapest).

Flugzeit: V–VII.

## 2. Gattung *Diaparsis* Förster

a) *Diaparsis (Diaparsis) basalis* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „SzSztMiklós Biró. 911. X." (= Szigetszentmiklós bei Budapest), „27. X." (Budapest).

Paratypen: 3♂♂ vom gleichen Fundort (Budapest, 1♂ HORSTMANN), 1♂ „Riva s. Garda 350 m. F/10. 9. 67 Haeselb." (HAESELBARTH).

Die Art gehört zur *Diaparsis-nutritor*-Gruppe. Sie unterscheidet sich von den bekannten Arten durch die Form der Sternauli und des Bereichs der Area basalis sowie durch den kurzen Bohrer. Durch die beim Männchen zuweilen ausgebildete Area basalis zeigt sie Anklänge an die Gattung *Probles* Förster, deren systematische Bedeutung allerdings zur Zeit nicht beurteilt werden kann.

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 27); Fühler 25gliedrig (Abb. 33), etwa fadenförmig, relativ klein und schmächtig, alle Glieder deutlich etwas länger als breit; Treffpunkt von Wangenleiste und Hypostomalleiste wenig prominent; Kopf und Thorax auf gekörneltem Grund dicht und fein punktiert; Schläfen auf glattem Grund zerstreut punktiert; Mesopleuren auf glattem Grund dicht und grob punktiert, Zentrum der Scheibe stellenweise ganz glatt; Sternauli als relativ schmale, S-förmig gebogene, kräftig

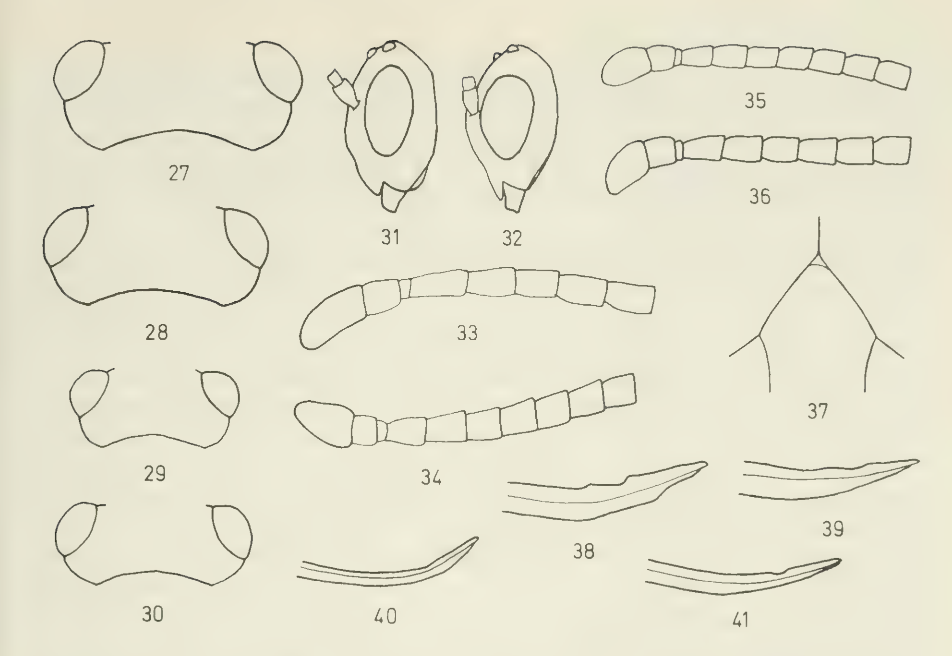



Abb. 27–41: Gattung *Diaparsis*. 27: *basalis* ♀, Schläfenform; 28: *nitida* ♀, Schläfenform; 29: *punctipleuris* ♀, Schläfenform; 30: *temporalis* ♀, Schläfenform; 31: *carinifer* ♀, Kopf von der Seite; 32: *temporalis* ♀, Kopf von der Seite; 33: *basalis* ♀, Fühlerbasis; 34: *nitida* ♀, Fühlerbasis; 35: *punctipleuris* ♀, Fühlerbasis; 36: *temporalis* ♀, Fühlerbasis; 37: *nitida* ♀, Form der Area postica; 38: *basalis* ♀, Bohrerspitze; 39: *nitida* ♀, Bohrerspitze; 40: *punctipleuris* ♀, Bohrerspitze; 41: *temporalis* ♀, Bohrerspitze.

eingedrückte, sehr schräg gestellte Grubenreihen, von denen nach ventral keine deutlichen Runzeln ausgehen; Radiusanhang erreicht fast die Flügelspitze; Bereich der Area basalis mit mehreren kräftigen Längsrunzeln; eindeutiger Mittellängskiel nicht ausgebildet; obere Felder runzlig punktiert auf gekörneltem Grund; Area postica dorsal gerundet, quergerunzelt; Petiolus dorsal und lateral glatt und rund; Glymmen sehr klein, am Ende der Petiolusseiten, nicht durch eine Furche mit der Unterseite verbunden; Thyridien etwa so lang wie breit; Bohrer kurz, kräftig, am Ende stärker gebogen als an der Basis, dorsal vor der Spitze sehr deutlich, ventral fein gezähnt (Abb. 38).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Fühlerbasis (bis zum zweiten Glied), Tegulae, Flügelbasis, Beine und Abdomen hinter dem ersten Segment gelbrot; Coxen II und III verdunkelt; zweites und drittes Segment dorsal basal verdunkelt.

Kopf 127 breit; Thorax 182 lang, 97 breit; erstes Segment 119 lang; Postpetiolus 39 lang, 33 breit; zweites Segment 44 lang, 61 breit; Bohrerklappen 75 lang; Körper etwa 480 lang.

♂: Fühler etwa 26gliedrig; gelegentlich Area basalis abgegrenzt; Petiolusseiten apikal etwas längsgestreift; Thyridien länger als breit; sonst wie ♀.

Verbreitung: Ungarn (Budapest), Norditalien (Haeselbarth).

Flugzeit: IX–X.

b) *Diaparsis (Diaparsis) nitida* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „Ör Sz. Miklós Sajó X." (= Örszentmiklós bei Budapest) (Budapest).
Paratypen: 1♀, 1♂ „Ágasegyháza 1957. V. 21" (♀ HORSTMANN, ♂ Budapest).

Die Art gehört zur *Diaparsis-nutritor*-Gruppe. Sie unterscheidet sich von *basalis* spec. nov. durch den deutlichen Mediankiel des Mittelsegments und den längeren Bohrer, von *nutritor* (Fabricius) und *truncata* (Gravenhorst) durch die dorsal fast zugespitzte Area postica und den kürzeren Bohrer.

♀: Schläfen kurz und sehr stark verengt (Abb. 28); Fühler 26gliedrig (Abb. 34), wenig zugespitzt, mittlere und vorletzte Glieder etwa so lang wie breit; Treffpunkt von Wangenleiste und Hypostomalleiste nicht deutlich prominent; Gesicht und Stirn auf fein gekörneltem Grund fein und mäßig dicht punktiert; Schläfen auf glattem Grund sehr fein zerstreut punktiert; Mesoscutum und Mesopleuren auf glattem Grund fein und mäßig dicht punktiert; Sternauli als sehr schräg gestellte, kräftig eingedrückte, quergerunzelte Furchen ausgebildet; Radiusanhang etwa so lang wie die Breite des Pterostigmas; Basalkiel des Mittelsegments deutlich ausgebildet; obere Seitenfelder mäßig dicht punktiert auf fein gekörneltem Grund; Area postica vollständig geteilt, dorsal fast zugespitzt (Abb. 37), deutlich quergerunzelt; Petiolus mit sehr schwach ausgebildeten Dorsolateralleisten, dorsal und lateral glatt; Glymmen klein, oval, vor dem Ende der Petiolusseiten liegend; Thyridien deutlich länger als breit; Bohrer kräftig, am Ende etwas stärker gebogen als an der Basis, dorsal vor der Spitze deutlich, ventral sehr fein gezähnt (Abb. 39).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Fühlerbasis (bis zum zweiten bis vierten Glied), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbbraun; Coxen schwarz; Clypeusspitze und die Femora, Tibienspitzen und Tarsen III braun; Abdomen hinter dem ersten Segment gelbbraun; zweites und drittes Tergit dorsal basal verdunkelt.

Kopf 115 breit; Thorax 168 lang, 88 breit; erstes Segment 105 lang; Postpetiolus 37 lang, 28 breit; zweites Segment 50 lang, 55 breit; Bohrerklappen 110 lang; Körper etwa 470 lang.

♂: Fühler 29gliedrig, deutlich zugespitzt; Abdomen dorsal ganz dunkel; sonst wie ♀.

Verbreitung: Ungarn (Budapest).

Flugzeit: V, X.

c) *Diaparsis (Diaparsis) punctipleuris* spec. nov.

Holotypus (♀): „14/6 77 Christianssaede" (bei Ryde/Dänemark) (Kopenhagen).
Paratypus: 1♀ „3 km NW Antračita bei Vorošilovgrad Wald Kasparyan 10. V. 974" (übersetzt) (Leningrad).

Die Art gehört zur *Diaparsis-carinifer*-Gruppe. Kennzeichnend sind die fein gekörnelten, glänzenden Schläfen, die fast glatten, zerstreut punktierten Mesopleuren und der relativ lange Bohrer.

♀: Schläfen kurz und sehr stark verengt (Abb. 29); Fühler 21gliedrig (Abb. 35), etwa fadenförmig, mittlere Glieder wenig länger als breit, vorletzte so lang wie breit; Treffpunkt von Wangenleiste und Hypostomalleiste sehr wenig prominent; Gesicht, Stirn und Mesoscutum gekörnelt und sehr fein runzlig punktiert; Schläfen sehr fein gekörnelt, glänzend, sehr zerstreut und kaum sichtbar punktiert; Mesopleuren sehr fein gekörnelt; Speculum und Zentrum der Scheibe mit glattem Grund, dazu deutlich fein und zerstreut punktiert; Sternauli durch Runzeln angedeutet; Azetabulae nicht breit, wenig zweilappig; Radiusanhang so lang wie die Breite des Pterostigmas; Basalkiel des Mittelsegments deutlich; obere Seitenfelder und Area postica fein runzlig gekörnelt, glänzend; Area

postica vollständig geteilt, dorsal zugespitzt (nicht ganz eindeutig, bei dem Paratypus gerundet); Petiolus rund, glatt, ohne Dorsolateralleisten; Glymmen sehr klein; Thyridien klein, etwa doppelt so lang wie breit; Bohrer schlank, deutlich aufgebogen, zum Ende stärker, Spitze dorsal und ventral nicht deutlich gezähnt (Abb. 40).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeusspitze, Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbbraun; Coxen dunkelbraun; Trochanteren und Femora III bräunlich; zweites Abdominalsegment apikal und die folgenden lateral rotbraun.

Kopf 88 breit; Thorax 121 lang, 64 breit; erstes Segment 89 lang; Postpetiolus 29 lang, 23 breit; zweites Segment 36 lang, 33 breit; Bohrerklappen etwa 150 lang; Körper etwa 320 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Dänemark (Kopenhagen), Ukraine (Leningrad).

Flugzeit: V–VI.

d) *Diaparsis (Diaparsis) temporalis* Horstmann ♀♂

Die Art wurde bereits in einer früheren Veröffentlichung kurz gekennzeichnet (HORSTMANN 1979), da für die Arbeiten anderer Untersucher über die Ökologie und Bionomie der Art ein Name dringend benötigt wurde. Eine ausführliche Beschreibung und eine Diskussion der taxonomischen Probleme folgen hier.

♀: Schläfen kurz und sehr stark verengt (Abb. 30); Fühler etwa 26gliedrig (Abb. 36), wenig zugespitzt, alle Glieder wenig länger als breit; Hypostomalleiste schmal und, von der Seite gesehen, gerade (Abb. 32); Gesicht und Stirn auf fein gekörneltem Grund fein und sehr dicht punktiert; Schläfen auf glattem oder sehr fein gekörneltem Grund fein und zerstreut punktiert, stark glänzend; Mesoscutum auf fein gekörneltem Grund fein und mäßig dicht punktiert; Mesopleuren auf fein gekörneltem Grund fein oder deutlich punktiert, Punkte etwa so breit wie die Zwischenräume (variabel); Sternauli kurz, durch einige kräftige Runzeln mehr oder weniger stark angedeutet; Radiusanhang etwas kürzer als die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv in der Regel sehr kurz (variabel); Basalkiel des Mittelsegments deutlich; Area postica dorsal spitz, mehr oder weniger vollständig geteilt (vgl. unten); Felder des Mittelsegments matt gekörnelt, die oberen Seitenfelder dazu fein zerstreut punktiert; Petiolus mit ausgebildeten Dorsolateralleisten, dorsal ganz, lateral weitgehend glatt; Glymmen unterschiedlich groß, zuweilen ganz verloschen, vor dem Ende der Petiolusseiten liegend; Stigmen stehen in der Regel etwas vor; Thyridien deutlich länger als breit; Bohrer gleichmäßig schwach gebogen, dorsal vor der Spitze flach ausgerandet, ventral sehr fein gezähnt (Abb. 41).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeusspitze und Tegulae bräunlich; Flügelbasis gelbbraun; Femora, Tibien und Tarsen I und II gelbrot; Femora basal und Tarsen apikal oft verdunkelt; Tibien III basal bis über die Mitte und die Tarsen III basal schmal gelbbraun; sonst Beine III dunkel; Abdomen unterschiedlich gefärbt (vgl. unten).

Kopf 100 breit; Thorax 146 lang, 72 breit; erstes Segment 86 lang; Postpetiolus 34 lang, 22 breit; zweites Segment 43 lang, 64 breit; Bohrerklappen 83 lang; Körper etwa 430 lang (so der Holotypus von *temporalis temporalis*, vgl. sonst unten).

♂: Fühler etwa 30gliedrig, sonst wie ♀

Wirt: *Oulema melanopus* L. (Chrysomelidae) (Berlin, Washington).

Verbreitung: vgl. unten.

Flugzeit: V–VI.

Tabelle 2: Variabilität der Weibchen der untersuchten Populationen von *Diaparsis (Diaparsis) temporalis* Horstmann in drei Merkmalen: Area postica des Mittelsegments (Anteil der Exemplare mit geteilter Area postica), Farbe des Abdomens (Anteil der Exemplare mit überwiegend rot gefärbtem Abdomen) und relative Bohrerlänge (Mittelwert der Quotienten aus den Längen des dorsalen Bohrerstiletts und des ersten Abdominalsegments); dazu Länge des ersten Abdominalsegments (als Repräsentant der Körperlänge) angegeben. Mit verschiedenen Buchstaben gekennzeichnete Werte sind statistisch signifikant verschieden ($P<0,05$; t-Test, $\chi^2$-Test, exakter Test nach FISHER).

| Herkunft des Materials | Länge des 1. Abdominalsegments | | Merkmal Area postica | | Merkmal Abdomenfarbe | | Merkmal rel. Bohrerlänge | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | $\bar{x}$ in mm | N | % geteilt | N | % hell | N | $\bar{x}$ |
| Ukraine | 4 | 0,43 | 4 | $75^a$ | 4 | $100^d$ | 4 | $1,61^f$ |
| Mazedonien | 1 | 0,41 | 1 | $0^b$ | 1 | $100^d$ | 1 | $1,63^f$ |
| Serbien | 21 | 0,39 | 105 | $4^b$ | 105 | $100^d$ | 21 | $1,60^f$ |
| Niederösterreich | 6 | 0,39 | 12 | $0^b$ | 12 | $100^d$ | 6 | $1,69^g$ |
| Italien | 9 | 0,39 | 13 | $23^c$ | 13 | $0^e$ | 9 | $1,69^g$ |
| Südfrankreich | 18 | 0,38 | 50 | $36^c$ | 50 | $0^e$ | 18 | $1,68^g$ |
| Südspanien | 13 | 0,38 | 17 | $29^c$ | 17 | $0^e$ | 13 | $1,69^g$ |
| Mittelfrankreich | 12 | 0,40 | 24 | $63^a$ | 24 | $0^e$ | 12 | $1,66^g$ |
| Belgien | 2 | 0,39 | 2 | $100^a$ | 2 | $0^e$ | 2 | $1,65^g$ |

Die Art erwies sich in einigen Merkmalen als polymorph. Mir lagen zur Untersuchung größere Serien von Zuchtmaterial aus sechs Gebieten vor (Serbien, Ybbs/Niederösterreich, Villefranche/Mittelfrankreich, Umgebung Toulouse/Südfrankreich, Umgebung Rom/Mittelitalien, Umgebung Sevilla/Südspanien), dazu Einzeltiere aus der Ukraine, aus Mazedonien/Jugoslawien, Belgien und Nordwestdeutschland. Auf Grund einer Analyse von drei Merkmalen (Teilung der Area postica des Mittelsegments, relative Bohrerlänge, Farbe des Abdomens) lassen sich fünf statistisch sicher ($P < 0,05$) trennbare Formen unterscheiden (vgl. Tab. 2):

1. Material aus der Ukraine: Area postica überwiegend vollständig geteilt; Bohrer (Länge des dorsalen Bohrerstiletts = Bohrerrinne; die Länge der Bohrerklappen waren bei dem Material oft nicht sicher zu bestimmen) durchschnittlich 1,61mal so lang wie das erste Abdominalsegment; Abdomen hinter dem ersten Segment überwiegend hellrot.
2. Material aus Serbien: Area postica nur bei 4 % der Weibchen vollständig geteilt; Bohrerlänge und Abdomenfarbe etwa wie vor.
3. Material aus Niederösterreich: Wie vor, aber Bohrer im Mittel 1,69 mal so lang wie das erste Segment.
4. Material aus Italien, Südfrankreich und Südspanien: Area postica etwa bei 30% der Weibchen vollständig geteilt; Bohrer im Mittel 1,68–1,69mal so lang wie das erste Segment; Abdomen hinter dem ersten Abdominalsegment überwiegend dunkel.
5. Material aus Mittelfrankreich: Area postica etwa bei 60% der Weibchen vollständig geteilt; Bohrer im Mittel 1,66mal so lang wie das erste Abdominalsegment (dieser Unterschied zu Form 4 läßt sich nicht absichern); Abdomenfarbe wie vor.

Die Einzeltiere aus Mazedonien, Belgien und Nordwestdeutschland schließen sich an die jeweils benachbarten Formen (aus Serbien beziehungsweise Mittelfrankreich) an.

Von den gefundenen Unterscheidungsmerkmalen sind die Struktur der Area postica und die relative Bohrerlänge wegen ihrer Variabilität zur Determination von Einzeltieren oft ungeeignet. Dagegen ist die Abdomenfarbe zumindest bei den Weibchen ein konstantes Merkmal, das eine sichere Trennung der betreffenden Formen zuläßt.

Bei den Männchen allerdings fanden sich in dem Material aus Mittelfrankreich 2 (von insgesamt 8) Männchen mit hellem Abdomen und in dem Material aus Serbien 1 (von 34) Männchen mit dunklem Abdomen, und bei diesen abweichenden Männchen entspricht die jeweilige Ausbildung der Area postica der Abdomenfarbe; beide Merkmale scheinen also gekoppelt zu sein (wegen der geringen Zahl der abweichenden Exemplare läßt sich dieser Zusammenhang nicht absichern). So lange nicht in einer Population auch Weibchen mit abweichender Abdomenfarbe gefunden werden, ist eine Deutung dieses Phänomens wohl nicht möglich.

Bei dieser Sachlage habe ich die verschiedenen Populationen der Art in zwei Unterarten gestellt (vgl. Horstmann 1979):

*Diaparsis (Diaparsis) temporalis temporalis* Horstmann ♀♂

Abdomen überwiegend kräftig schwarz, nur die End- und Seitenränder der Tergite (vom zweiten an) schmal gelbrot; Area postica häufig vollständig dreigeteilt; Bohrer relativ lang (etwa 1,66–1,69mal so lang wie das erste Abdominalsegment; Bohrerklappen knapp so lang wie das erste Segment).

Verbreitung: Nordwestdeutschland (Bremen), Belgien (Thirion), Mittel- und Südfrankreich (Washington), Mittelitalien (Berlin, Washington), Südspanien (Washington).

*Diaparsis (Diaparsis) temporalis rufigaster* Horstmann ♀♂

Abdomen hinter dem ersten Segment überwiegend gelbrot, zweites bis fünftes Tergit nur dorsal basal verdunkelt (Ausdehnung der Flecken etwas unterschiedlich, Männchen in der Regel etwas dunkler); Area postica in der Regel nur selten vollständig dreigeteilt (Ausnahme Population in der Ukraine); Bohrerlänge unterschiedlich (vgl. Tab. 2).

Verbreitung: Ukraine (Leningrad), Serbien (Washington), Mazedonien/Jugoslawien (Budapest), Niederösterreich (Washington).

### 3. Gattung *Probles* Förster

a) *Probles (Microdiaparsis) anatolicus* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „3. VIII. 1972 Zigara-Paß/T." (Hinz).
Paratypen: 5♀♀, 25♂♂ vom gleichen Fundort (2♀♀, 2♂♂ Horstmann, die übrigen Hinz).

Die Art steht neben *microcephalus* (Gravenhorst). Sie weicht ab durch die weniger stark verengten Schläfen, die Stellung des rücklaufenden Nervs und den längeren und am Ende stärker geschlängelten Bohrer.

♀: Schläfen relativ lang und wenig verengt (Abb. 42); Fühler 34gliedrig (Abb. 49), vorletzte Glieder wenig quer; Gesicht und Stirn gekörnelt, matt; Scheitel und Schläfen sehr fein gekörnelt, glänzend; Schläfen stellenweise mit fast glattem Grund; Kopf überall fein und mäßig dicht punktiert; Mesoscutum auf gekörneltem Grund fein zerstreut punktiert; Pro- und Metapleuren auf sehr fein gekörneltem Grund dicht punktiert; Mesopleuren und Mesosternum stellenweise mit glattem Grund, fein zerstreut punktiert; rücklau-

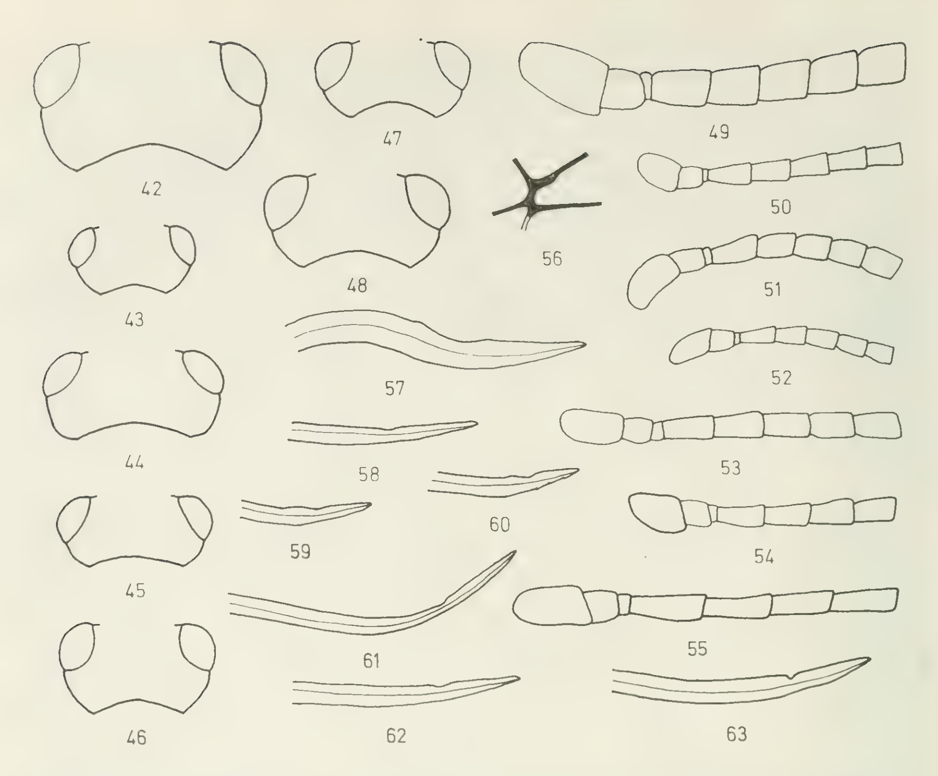



Abb. 42–63: Gattung *Probles*. 42: *anatolicus* ♀, Schläfenform; 43: *antennalis* ♀, Schläfenform; 44: *brevicauda* ♀, Schläfenform; 45: *brevicornis* ♀, Schläfenform; 46: *curvicauda* ♀, Schläfenform; 47: *rarus* ♀, Schläfenform; 48: *tenuicornis* ♀, Schläfenform; 49: *anatolicus* ♀, Fühlerbasis; 50: *antennalis* ♀, Fühlerbasis; 51: *brevicauda* ♀, Fühlerbasis; 52: *brevicornis* ♀, Fühlerbasis; 53: *curvicauda* ♀, Fühlerbasis; 54: *rarus* ♀, Fühlerbasis; 55: *tenuicornis* ♀, Fühlerbasis; 56: *anatolicus* ♀, Areola; 57: *anatolicus* ♀, Bohrerspitze; 58: *antennalis* ♀, Bohrerspitze; 59: *brevicauda* ♀, Bohrerspitze; 60: *brevicornis* ♀, Bohrerspitze; 61: *curvicauda* ♀, Bohrerspitze; 62: *rarus* ♀, Bohrerspitze; 63: *tenuicornis* ♀, Bohrerspitze.

fender Nerv deutlich etwas postfurcal (Abb. 56); Mittelsegment vollständig gefeldert; Area basalis etwa zweimal so lang wie breit, Felder fein gerunzelt, Seitenfelder dazu deutlich gestreift; Stigmen fast an der Seitenleiste liegend; Petiolus dorsal apikal und lateral vollständig gestreift; Bohrer am Ende deutlich, aber nicht stark geschlängelt (Abb. 57).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Fühlerbasis (bis etwa zum achten Glied, sehr undeutlich abgegrenzt), Tegulae, Flügelbasis und Beine dunkel gelbbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment braun.

Kopf 132 breit; Thorax 240 lang, 105 breit; erstes Segment 149 lang; Postpetiolus 61 lang, 47 breit; zweites Segment 91 lang, 77 breit; Bohrerklappen 491 lang; Körper etwa 630 lang.

♂: Fühler etwa 40gliedrig, etwas zugespitzt, mittlere und vorletzte Glieder etwa so lang wie breit; Mandibeln, Fühler, Tegulae, Coxen, Trochanteren und Teile der Femora dunkel; auch Abdomen weitgehend dunkel, nur in der Mitte braun gezeichnet.

Verbreitung: Nordanatolien (Hinz, Horstmann). Die Art flog auf Waldwiesen in Koniferenwäldern in etwa 2000 m Seehöhe.
Flugzeit: VIII.

b) Tabelle der Arten der Untergattung *Euporizon* Horstmann

1. Fühler sehr schlank; beim Weibchen mittlere Glieder etwa zweimal so lang wie breit, beim Männchen wenig kürzer; Fühler mindestens 22gliedrig . . . . – 2
– Fühler nicht so schlank oder Fühlergliederzahl niedriger . . . . . . . . . . . . . – 4
2. Thorax überwiegend deutlich punktiert; obere Seitenfelder des Mittelsegments gekörnelt und runzlig punktiert.
*tenuicornis* spec. nov. ♀♂
– Thorax und Mittelsegment fein gekörnelt, stellenweise glatt, nicht deutlich punktiert . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . – 3
3. Aerolarquernerv sehr kurz, fast punktförmig; Bohrerklappen etwa zweimal so lang wie das erste Abdominalsegment.
*montanus* Horstmann ♀♂
– Areolarquernerv etwas länger als der zweite Cubitus-Abschnitt; Bohrerklappen etwa dreimal so lang wie das erste Segment.
*extensor* (Aubert) ♀♂
4. Petiolus lateral vollständig und deutlich gestreift . . . . . . . . . . . . . . . . . . – 5
– Petiolus lateral zumindest stellenweise glatt oder sehr fein strukturiert . . . . – 9
5. Schläfen glänzend, fast oder ganz glatt . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . – 6
– Schläfen deutlich gekörnelt, matt oder mit Seidenglanz . . . . . . . . . . . . . . – 7
6. Mesopleuren glatt; Bohrerklappen weniger als zweimal so lang wie das erste Segment.
*pygmaeus* (Zetterstedt) ♀♂
– Mesopleuren gekörnelt; Bohrerklappen mehr als zweimal so lang wie das erste Segment.
*rarus* spec. nov. ♀
7. Viertes und fünftes Fühlerglied mindestens zweimal so lang wie breit; Bohrerklappen weniger als zweimal so lang wie das erste Segment.
*exilis* (Holmgren) ♀♂
– Geißelbasis nicht so schlank; Bohrerklappen mehr als zweimal so lang wie das erste Segment . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . – 8
8. Fühler relativ gedrungen, viertes und fünftes Glied etwa eineinhalbmal so lang wie breit; beim Männchen Facettenaugen stark vergrößert; Mesopleuren glänzend, oft stellenweise mit glattem Grund, oft fein punktiert.
*gilvipes* (Gravenhorst) ♀♂
– Fühler schlanker; Facettenaugen bei beiden Geschlechtern normal; Mesopleuren fein gekörnelt; Sternauli verkürzt.
*longicaudator* Aubert ♀♂

9. Schläfen, Mesopleuren und obere Seitenfelder des Mittelsegments glatt und glänzend . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –10
– Schläfen und/oder Seitenfelder gekörnelt . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –12
10. Fühler sehr gedrungen, Glieder vom vierten an kaum länger als breit; Bohrerklappen so lang wie das erste Segment.
*thomsoni* (Schmiedeknecht) ♀
– Fühler schlanker; Bohrer länger . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –11
11. Fühlergliederzahl unter 20; Mittelsegment auffällig glatt; Bohrerspitze dorsal und ventral fein gezähnt.
*clavicornis* Horstmann ♀♂
– Fühler mindestens 20gliedrig; Bohrerspitze nur dorsal flach ausgerandet . . –20
12. Fühler 18gliedrig, gedrungen (Abb. 52); Bohrerklappen kürzer als das erste Segment.
*brevicornis* spec. nov. ♀
– Fühlergliederzahl höher; Bohrerlänge unterschiedlich . . . . . . . . . . . . . –13
13. Fühler etwa 28gliedrig; Bohrerklappen kürzer als das erste Segment.
*marginatus* (Bridgman) ♀♂
– Fühlergliederzahl geringer; Bohrerlänge unterschiedlich . . . . . . . . . . . . –14
14. Radiusanhang erreicht die Flügelspitze; Petiolus glatt und im Querschnitt rund . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –15
– Radiusanhang kürzer . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –16
15. Fühler recht schlank, viertes Glied zweimal so lang wie breit; Bohrerspitze dorsal nur flach ausgerandet.
*xanthopus* (Holmgren) ♀
– Fühlerbasis gedrungener; Bohrerspitze dorsal gezähnt.
*truncorum* (Holmgren) ♀♂
16. Bohrerklappen weit kürzer als das erste Segment; Fühler 22gliedrig; Mesopleuren sehr fein gekörnelt, glänzend, sehr fein zerstreut punktiert.
*brevicauda* spec. nov. ♀
– Bohrerklappen mindestens so lang wie das erste Segment . . . . . . . . . . . –17
17. Schläfen, Mesopleuren und Mittelsegment fein gekörnelt, nicht punktiert; Bohrerlänge unterschiedlich . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –18
– Schläfen, Mesopleuren und/oder Mittelsegment glatt oder neben der Körnelung punktiert oder gerunzelt; Bohrerklappen doppelt so lang wie das erste Segment . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –19
18. Fühler etwa 22gliedrig; Bohrerklappen so lang wie das erste Segment.
*nigriventris* Horstmann ♀♂
– Fühler etwa 25gliedrig; Bohrerklappen doppelt so lang wie das erste Segment.
*antennalis* spec. nov. ♀

19. Mittelsegment gekörnelt und dazu stellenweise gerunzelt, matt; Bohrer am Ende stärker gekrümmt als an der Basis; Flugzeit Frühjahr.
*curvicauda* spec. nov. ♀

– Mittelsegment glänzend, obere Seitenfelder fast glatt; Bohrer schwach gebogen; Flugzeit Sommer bis Herbst . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –20

20. Fühler 20–22gliedrig; Stigmen des Mittelsegments um mehr als einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt.
*lucidus* (Szépligeti) ♀♂

– Fühler in der Regel mindestens 22gliedrig; Stigmen an der Seitenleiste liegend.
*rufipes* (Holmgren) ♀♂

c) *Probles (Euporizon) antennalis* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Østrig, Salzburgland. Untertauern. 1000 m 26. 8. 1960 leg. B. Petersen" (Kopenhagen).

Paratypus: 1♀ „Pieniny ... 500 m ... 12. 8. 73 ..." (bei Krościenko/Südpolen) (SAWONIEWICZ).

♀: Schläfen sehr stark verengt (Abb. 43); Fühler 25gliedrig (Abb. 50), fadenförmig, mittlere Glieder etwa eineinhalbmal so lang wie breit, vorletzte so lang wie breit; Kopf, Thorax und Mittelsegment gekörnelt, matt, höchstens Schläfen und Mesopleuren mit etwas Seidenglanz; Sternauli lang, nach ventral gehen kurze Runzeln aus; Radiusanhang erreicht nicht ganz die Flügelspitze; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal; Areolarquernerv sehr kurz; Area basalis fast so lang wie die Area postica, sehr schmal, undeutlich (bei der Paratype deutlich begrenzt, 3–4mal so lang wie breit); Stigmen um weniger als einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Petiolus dorsal und lateral fein gestreift, stellenweise glatt; Thyridien etwa dreimal so lang wie breit; Bohrer schlank, schwach gebogen, dorsal vor der Spitze flach ausgerandet (Abb. 58).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeus fast ganz, Schaft unten, Tegulae, Flügelbasis und Beine gelb; Coxen III braun, Femora III braun überlaufen; Abdomen dunkel; zweites Segment braun überlaufen.

Kopf 71 breit; Thorax 121 lang, 51 breit; erstes Segment 76 lang; Postpetiolus 27 lang, 21 breit; zweites Segment 38 lang, 42 breit; Bohrerklappen 146 lang; Körper etwa 310 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Österreich (Kopenhagen), Polen (SAWONIEWICZ).

Flugzeit: VIII.

d) *Probles (Euporizon) brevicauda* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Coombe Wd. DT AWS (1) 18.5.50." (in Südengland) (Washington).

Der Holotypus flog für die Untergattung ungewöhnlich früh im Jahr (vgl. Kap. II, 2).

♀: Schläfen deutlich verengt (Abb. 44); Fühler 22gliedrig (Abb. 51), etwa fadenförmig, mittlere und vorletzte Glieder wenig länger als breit; Gesicht und Stirn gekörnelt und fein und dicht runzlig punktiert; Scheitel, Schläfen und Mesoscutum fein gekörnelt und fein zerstreut punktiert; Mesopleuren und Mesosternum sehr fein gekörnelt, fein und sehr zerstreut punktiert; Sternauli nicht über die ganze Breite der Mesopleuren rei-

chend; Radiusanhang erreicht nicht ganz die Flügelspitze; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal; Areolarquernerv relativ kurz; Area basalis durch begleitende Runzeln undeutlich, etwa eineinhalbmal so lang wie breit, weit kürzer als die Area postica; diese vollständig geteilt; alle Felder gekörnelt, matt; Stigmen etwa um einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Petiolus dorsal und lateral fast ganz glatt; Dorsolateralleisten schwach ausgebildet; Thyridien wenig länger als breit; Bohrer sehr kurz, etwas gebogen, dorsal flach ausgerandet (Abb. 59).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Schaft unten, Flügelbasis und Beine gelbrot; Coxen schwarz; Femora III braun überlaufen; Clypeusspitze dunkelbraun; Tegulae gelbbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment gelbrot; zweites bis viertes Tergit dorsal basal breit schwarz gefleckt.

Kopf 102 breit; Thorax 152 lang, 81 breit; erstes Segment 83 lang; Postpetiolus 34 lang, 29 breit; zweites Segment 36 lang, 50 breit; Bohrerklappen 55 lang; Körper etwa 360 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Südengland (Washington)

Flugzeit: V.

e) *Probles (Euporizon) brevicornis* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): ,,Pápá Wachsman" (Budapest).

Paratypen: 1♀ ,,Boh. septen. Vinné", ,,VI. 56. Bck." (ŠEDIVÝ), 1♀ ,,Thüringen O. Schmiedeknecht S." (Berlin).

Wegen der kleinen Thyridien könnte man die Art auch zu *Tersilochus* stellen. Die Bestimmung dort führt zu *nitidipleuris* Horstmann. Von dieser Art weicht sie durch die Kombination von kurzen Fühlern und kurzem Bohrer ab.

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 45); Fühler etwa 17gliedrig (Abb. 52), fadenförmig, vorletzte Glieder wenig länger als breit; Gesicht und Stirn gekörnelt, matt; Schläfen sehr zart gekörnelt, glänzend; Mesoscutum gekörnelt, matt; Mesopleuren sehr zart gekörnelt, stellenweise fast glatt, dazu sehr fein zerstreut punktiert; Sternauli lang; Mesosternum zart gekörnelt und punktiert; Radiusanhang lang, erreicht fast die Flügelspitze; Areolarquernerv punktförmig; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal; Area basalis zwei- bis dreimal so lang wie breit, durch begleitende Runzeln undeutlich, etwa halb so lang wie die Area postica; diese vollständig geteilt, gekörnelt; obere Seitenfelder fein gekörnelt, glänzend; Stigmen um gut einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, mit dieser durch einen relativ breiten Steg verbunden; Petiolus dorsal und lateral fein gestreift, stellenweise glatt; Thyridien klein, etwa so lang wie breit; Bohrer gedrungen, dorsal vor der Spitze flach ausgerandet, ventral sehr fein gezähnt (Abb. 60).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Fühlerbasis (bis etwa zum fünften Glied), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelb; Coxen III basal verdunkelt; Abdomen median und lateral rotbraun überlaufen.

Kopf 85 breit; Thorax 114 lang, 57 breit; erstes Segment 72 lang; Postpetiolus 29 lang, 23 breit; zweites Segment 33 lang, 39 breit; Bohrerklappen 48 lang; Körper etwa 310 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Mitteldeutschland (Berlin), Böhmen (ŠEDIVÝ), Ungarn (Budapest).

Flugzeit: VI.

f) *Probles (Euporizon) curvicauda* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „17/5 866", „Tschek, Piesting." (Wien).
Paratypen: 3♀♀, 5♂♂ vom gleichen Fundort, Fangdaten 16.–23. 5. 1866 (Wien, 1♀, 1♂ HORSTMANN).

♀: Schläfen deutlich verengt (Abb. 46); Fühler etwa 24gliedrig (Abb. 53), etwa fadenförmig, vorletzte Glieder knapp so lang wie breit; Gesicht und Stirn gekörnelt, matt; Schläfen fein gekörnelt, mit Seidenglanz, teilweise sehr fein punktiert; Mesoscutum fein gekörnelt und sehr fein zerstreut punktiert; Mesopleuren zart gekörnelt, median glänzend, fein zerstreut punktiert; Sternauli lang; Mesosternum glatt; rücklaufender Nerv deutlich etwas postfurcal; Areolarquernerv lang; Radiusanhang erreicht nicht die Flügelspitze; Area basalis 4–6mal so lang wie breit, durch begleitende Runzeln undeutlich, kürzer als die Area postica; diese vollständig geteilt; Felder gekörnelt und fein gerunzelt; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Petiolus dorsal in der Regel glatt, lateral wenig zerflossen längsgestreift, stellenweise glatt; Thyridien 2–3mal so lang wie breit; Bohrer am Ende deutlich stärker gebogen als an der Basis; Spitze dorsal flach ausgerandet, ventral nicht gezähnt (Abb. 61).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze (zu zwei Dritteln), Fühlerbasis (bis zum zweiten Glied), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbrot; Coxen II und III braun; zweites Tergit dorsal und die folgenden lateral braun überlaufen.

Kopf 86 breit; Thorax 152 lang, 69 breit; erstes Segment 91 lang; Postpetiolus 33 lang, 24 breit; zweites Segment 53 lang, 33 breit; Bohrerklappen 184 lang; Körper etwa 440 lang.

♂: Fühler etwa 28gliedrig, deutlich etwas zugespitzt; zweites bis viertes Tergit fast ganz braun.

Verbreitung: Niederösterreich (Wien).

Flugzeit: V.

g) *Probles (Euporizon) rarus* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „P. S. Finskog 9/..." (in Värmland/Mittelschweden) (Coll. Holmgren unter *Thersilochus rufipes*).
Paratypen: 1♀ „Suomi InL Utsjoki Kevo 10. 7. 1959 R. Jussila leg." (JUSSILA), 1♀ „coll. Fulmek", „St. Thomas a. Bl. ob. O. 27. 8. 62" (in Österreich) (Wien).

Die Art ist von HOLMGREN (1860, S. 145) als Varietät zu *rufipes* (Holmgren) gestellt worden. Sie unterscheidet sich von dieser unter anderem durch die fast glatten Schläfen und den längeren Bohrer. AUBERT hat eine Type gesehen und mit Bedenken zu seiner Art *longicaudator* Aubert gestellt (AUBERT 1972, S. 48). Diese weicht von *rarus* unter anderem ab durch die 20gliedrigen Fühler mit dunkler Geißel, die gekörnelten Schläfen, die dunklen Coxen III (auch Coxen II basal dunkel), die längere Area basalis (so lang wie die Area postica) und den längeren Bohrer (dreimal so lang wie das erste Segment).

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 47); Fühler 23gliedrig (Abb. 54), etwa fadenförmig, vorletzte Glieder wenig länger als breit; Gesicht und Stirn gekörnelt, matt; Schläfen sehr fein gekörnelt, stellenweise glatt, stark glänzend; Mesoscutum fein gekörnelt, auf den Seitenlappen stellenweise fast glatt; Mesopleuren fein gekörnelt, teilweise sehr zerstreut punktiert, glänzend, stellenweise fast glatt; Sternauli lang; Mesosternum fast glatt; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas, erreicht die Flügelspitze bei weitem nicht; Areolarquernerv kurz; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal;

Area basalis etwa zweimal so lang wie breit, innen gerunzelt, deutlich kürzer als die Area postica; diese deutlich quergerunzelt, vollständig geteilt; obere Seitenfelder fein gekörnelt; Stigmen etwa um einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt (variabel); Petiolus dorsal stellenweise, lateral deutlich und fast vollständig gestreift; Thyridien deutlich länger als breit; Bohrer schwach gebogen, dorsal vor der Spitze flach ausgerandet, ventral nicht gezähnt (Abb. 62).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeus (fast ganz), Fühlerbasis (bis etwa zum fünften Glied), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelb; Fühlergeißel sonst braun; Coxen basal zuweilen braun; Abdomen dunkel oder braun überlaufen.

Kopf 75 breit; Thorax 116 lang, 52 breit; erstes Segment 67 lang; Postpetiolus 27 lang, 27 breit; zweites Segment 34 lang, 41 breit; Bohrerklappen 184 lang; Körper etwa 320 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Nordfinnland (Jussila), Mittelschweden (Holmgren), Österreich (Wien).

Flugzeit: VII–IX.

h) *Probles (Euporizon) tenuicornis* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „Airolo 11. 7. 57 Hellén Helvet." (Hellén).
Paratypus: 1♂ vom gleichen Fundort und -tag (Hellén).

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 48); Clypeus im Profil fast flach; Fühler 29-gliedrig (Abb. 55), sehr schlank, fadenförmig, mittlere Glieder etwa zweimal so lang wie breit, vorletzte wenig länger als breit; Gesicht und Stirn gekörnelt, matt; Schläfen sehr fein gekörnelt und sehr fein zerstreut punktiert; Mesoscutum fein gekörnelt und fein und mäßig dicht punktiert, auf den Seitenlappen stellenweise fast glatt; Mesopleuren mit weitgehend glattem Grund; Speculum zerstreut, Scheibe dicht und stellenweise runzlig punktiert; Sternauli lang und breit, nach ventral gehen deutliche Runzeln aus; Mesosternum fast glatt; Radiusanhang erreicht die Flügelspitze durchaus nicht; Areolarquernerv so lang wie der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv; Area basalis 2–3mal so lang wie breit, durch begleitende Runzeln ganz undeutlich, knapp so lang wie die Area postica; diese vollständig geteilt; alle Felder fein gerunzelt; Stigmen um rund zwei Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, mit ihr durch einen breiten Steg verbunden; Petiolus dorsal fast glatt, lateral überwiegend deutlich gestreift; Thyridien zweimal so lang wie breit; Bohrer am Ende etwas stärker gebogen als an der Basis, dorsal vor der Spitze schmal und tief eingeschnitten, ventral nicht gezähnt (Abb. 63).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbrot; Coxen III braun; Abdomen median und lateral braun überlaufen.

Kopf 107 breit; Thorax 191 lang, 77 breit; erstes Segment 88 lang; Postpetiolus 39 lang, 34 breit; zweites Segment 52 lang, 53 breit; Bohrerklappen 197 lang; Körper etwa 470 lang.

♂: Fühler 30gliedrig, schlank zugespitzt; sonst etwa wie ♀.

Verbreitung: Schweiz (Hellén).

Flugzeit: VII.

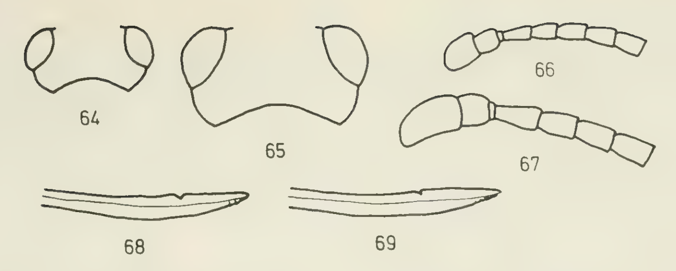



Abb. 64–69: Gattung *Gelanes*. 64: *simillimus* ♀, Schläfenform; 65: *stigmaticus* ♀, Schläfenform; 66: *simillimus* ♀, Fühlerbasis; 67: *stigmaticus* ♀, Fühlerbasis; 68: *simillimus* ♀, Bohrerspitze; 69: *stigmaticus* ♀, Bohrerspitze.

## 4. Gattung *Gelanes* gen. nov.

a. Tabelle der europäischen Arten

1. Schläfen etwa so lang wie die Breite der Augen, wenig verengt; Schläfen und Mesopleuren mit ganz zart gekörneltem Grund; Sternauli verloschen, höchstens durch feine Körnelung angedeutet.
*clypeatus* (Horstmann) ♀

– Schläfen deutlich kürzer als die Breite der Augen, deutlich verengt (Abb. 64); Schläfen und Mesopleuren mit glattem Grund; Sternauli in aller Regel durch Runzeln und Gruben angedeutet . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –2

2. Pterostigma relativ schmal, knapp dreimal so lang wie breit; Thyridien länger als breit; Bohrer dorsal vor der Spitze schmal und tief eingeschnitten (Abb. 69).
*stigmaticus* spec. nov. ♀

– Pterostigma normal, etwa zweimal so lang wie breit; Thyridien quer; Bohrerspitze unterschiedlich . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –3

3. Petiolus dorsal gestreift; Bohrerspitze dorsal flach und rundlich ausgerandet.
*fusculus* (Holmgren) ♀♂

– Petiolus beim Weibchen dorsal weitgehend glatt; Bohrerspitze dorsal winklig ausgeschnitten (Abb. 68).
*simillimus* spec. nov. ♀ ?♂

b) *Gelanes simillimus* spec. nov. ♀ ?♂

Holotypus (♀): „Stockholm Sweden May 18 1964 H. & M. Townes" (TOWNES).
Paratypen: 1♀ „Suomi V Turku 27. 5. 1957 R. Jussila leg." (JUSSILA), 1♀ „Glenasmole Co. DU. A. W. S. (1) 24. 4. 38." (in Irland) (Washington), 1♀ „British", „Coll. Marshall" (Budapest).

Diese Art steht *fusculus* (Holmgren) sehr nahe, und ich hatte sie mit dieser verwechselt und wurde erst durch TOWNES (in lit.) auf den Unterschied in der Bohrerspitze aufmerksam gemacht.

♀: Schläfen kurz, deutlich verengt (Abb. 64); Clypeus im Profil flach; Wangenfurche wenig kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 20gliedrig (Abb. 66), viertes Glied wenig kürzer als das dritte oder fünfte, vorletzte Glieder wenig länger als breit; Stirn,

Scheitel und Schläfen fast glatt, mit sehr feinen Haarpunkten; Stirn im Bereich der Orbiten gekörnelt; Mesonotum glänzend, stellenweise sehr fein gekörnelt, mit sehr feinen Haarpunkten; Zentrum der Mesopleuren fast glatt, Ränder fein gerunzelt; Sternauli durch einen gerunzelten Bereich angedeutet; Mesosternum etwa glatt; Metapleuren fein gerunzelt; Pterostigma normal, gut zweimal so lang wie breit; Radiusanhang etwa so lang wie dessen Breite; obere Seitenfelder des Mittelsegments fast glatt; Area postica fein und zerflossen gerunzelt; Petiolus dorsal glatt, apikal mit feiner Mittellängsfurche, lateral gestreift; Postpetiolus glatt; Thyridien klein, quer; Bohrerspitze dorsal flach, aber winklig eingeschnitten, ventral sehr fein gezähnt (Abb. 68).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeus (ganz), Unterseite der beiden ersten Fühlerglieder, Tegulae, Flügelbasis und Beine gelb; Coxen II an der Basis, III ganz verdunkelt; Pterostigma dunkel honigbraun; Abdomen etwas bräunlich überlaufen.

Kopf 75 breit; Thorax 107 lang, 52 breit; erstes Segment 53 lang; Postpetiolus 27 lang, 23 breit; zweites Segment 30 lang, 29 breit; Bohrerklappen 133 lang; Körper etwa 270 lang.

?♂: Gemeinsam mit dem Holotypus wurden auch einige Männchen gefangen. Bei ihnen ist teilweise der Petiolus auch dorsal gestreift. Sie sind deshalb von *fusculus* nicht sicher zu unterscheiden. Im übrigen stimmen sie mit den oben beschriebenen Weibchen gut überein.

Verbreitung: Südfinnland (Jussila), Mittelschweden (Townes), England (Budapest), Irland (Washington).

Flugzeit: IV–V.

c) *Gelanes stigmaticus* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): ,,Smolniki bei Iława 24. 5.–3. 6. 72 leg. Sawoniewicz" (Sawoniewicz).
Paratypus: 1♀ vom gleichen Fundort, Fangdatum 11.–25. 5. 72 (Sawoniewicz).

♀: Schläfen kurz, deutlich verengt (Abb. 65); Clypeus im Profil flach; Wangenfurche wenig kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 21–23gliedrig (Abb. 67), Glieder vom dritten an allmählich kürzer werdend, vorletzte Glieder wenig länger als breit; Stirn auf fast glattem Grund sehr fein und recht dicht punktiert; Scheitel und Schläfen auf glattem Grund sehr fein und zerstreut undeutlich punktiert; Mesoscutum auf sehr fein gekörneltem, stellenweise glattem Grund sehr fein und recht dicht punktiert, Punkte stellenweise breiter als die Zwischenräume; Mesopleuren auf glattem Grund fein und recht dicht punktiert; Speculum und Zentrum der Scheibe glatt; Sternauli als deutliche Grubenreihe, etwa über die halbe Breite der Mesopleuren reichend; Metapleuren im Zentrum glatt, an den Rändern fein gerunzelt; Pterostigma relativ schmal, knapp dreimal so lang wie breit; Radiusanhang weit länger als dessen Breite; alle Felder des Mittelsegments fein und zerstreut runzlig punktiert; Petiolus dorsal fast ganz glatt, lateral gestreift; Postpetiolus glatt; Thyridien wenig länger als breit; Bohrerspitze dorsal schmal eingeschnitten, ventral sehr fein gezähnt (Abb. 69).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeus (fast ganz), Unterseite der ersten beiden Fühlerglieder, Tegulae, Flügelbasis und Beine gelblich; Coxen dunkel; Femora mehr gelbrot; Pterostigma dunkelbraun.

Kopf 104 breit; Thorax 165 lang, 83 breit; erstes Segment 85 lang; Postpetiolus 39 lang, 29 breit; zweites Segment 48 lang, 44 breit; Bohrerklappen 184 lang; Körper etwa 430 lang.

Verbreitung: Polen (SAWONIEWICZ).

Flugzeit: V.

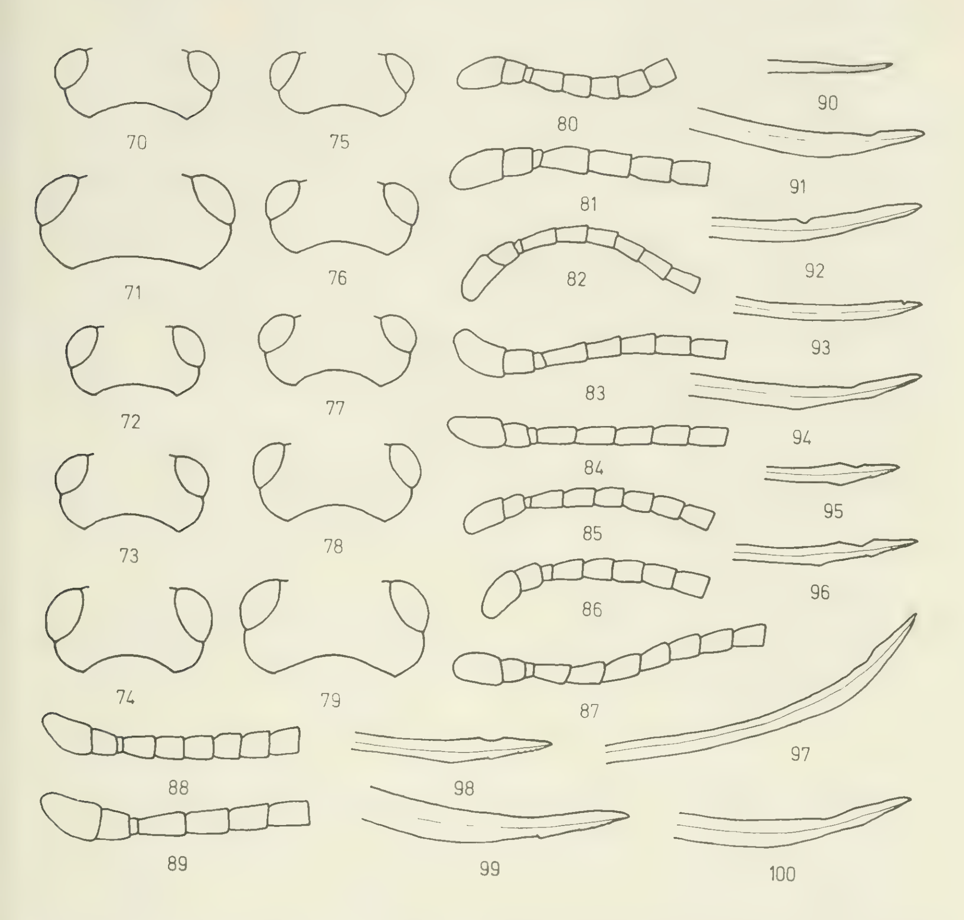



Abb. 70–100: Gattung *Tersilochus*. 70: *asper* ♀, Schläfenform; 71: *hungaricus* ♀, Schläfenform; 72: *intermedius* ♀, Schläfenform; 73: *rossicus* ♀, Schläfenform; 74: *ungularis* ♀, Schläfenform; 75: *brevissimus* ♀, Schläfenform; 76: *petiolaris* ♀, Schläfenform; 77: *ruberi* ♀, Schläfenform; 78: *rufovarius* ♀, Schläfenform; 79: *varius* ♀, Schläfenform; 80: *asper* ♀, Fühlerbasis; 81: *hungaricus* ♀, Fühlerbasis; 82: *intermedius* ♀, Fühlerbasis; 83: *rossicus* ♀, Fühlerbasis; 84: *ungularis* ♀, Fühlerbasis; 85: *brevissimus* ♀, Fühlerbasis; 86: *petiolaris* ♀, Fühlerbasis; 87: *ruberi* ♀, Fühlerbasis; 88: *rufovarius* ♀, Fühlerbasis; 89: *varius* ♀, Fühlerbasis; 90: *asper* ♀, Bohrerspitze; 91: *hungaricus* ♀, Bohrerspitze; 92: *intermedius* ♀, Bohrerspitze; 93: *rossicus* ♀, Bohrerspitze; 94: *ungularis* ♀, Bohrerspitze; 95: *brevissimus* ♀, Bohrerspitze; 96: *petiolaris* ♀, Bohrerspitze; 97: *ruberi* ♀, Bohrerspitze; 98: *rufovarius* ♀, Bohrerspitze; 99: *varius* ♀ (Holotypus), Bohrerspitze; 100: *varius* ♀ (Var.), Bohrerspitze.

## 5. Gattung *Tersilochus* Holmgren

### a) Tabelle der Arten der Untergattung *Pectinolochus* Aubert

1. Einschnitt des Bohrers dicht vor der Spitze, schmal und tief (Abb. 93), oder ganz verloschen; in diesem Fall Bohrer sehr hoch, dolchartig . . . . . . –2
– Einschnitt flacher und breiter, oft weiter von der Spitze entfernt (Abb. 91) . –6
2. Stigmen um mindestens zwei Durchmesser von der Seitenleiste des Mittelsegments entfernt, der Verbindungssteg deutlich schmäler als das Stigma; Bohrerklappen etwa zweimal so lang wie das erste Abdominalsegment.
*spiracularis* Horstmann ♀♂
– Stigmen in der Regel näher an der Seitenleiste, Verbindungssteg so breit wie das Stigma . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –3
3. Thyridien zweimal so lang wie breit; Mittelsegment in der Regel mit Basalkiel; Bohrerklappen mehr als zweimal so lang wie das erste Segment.
*lapponicus* Hellén ♀♂
– Thyridien knapp so lang wie breit; Area basalis in der Regel ausgebildet . . . –4
4. Bohrerklappen mehr als zweimal so lang wie das erste Segment, Bohrer schlank, etwa so hoch wie die Dicke der Tarsen III.
*rossicus* spec. nov. ♀
– Bohrer kürzer, deutlich höher als die Dicke der Tarsen III . . . . . . . . . . . –5
5. Bohrer dolchartig, etwa so hoch wie die größte Breite der Femora III.
*ensifer* Brischke ♀
– Bohrer mäßig hoch, etwa wie die Breite der Basis der Tibien III.
*coeliodicola* Silvestri ♀
6. Fühlerbasis gelb . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –7
– Fühler ganz schwarz . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –8
7. Fühler 17gliedrig; Bohrerklappen wenig länger als das erste Segment.
*luteicornis* (Hellén) ♀♂
– Fühler 19gliedrig; Bohrerklappen gut zweimal so lang wie das erste Segment.
*ungularis* spec. nov. ♀
8. Petiolus lateral überwiegend glatt; Bohrerklappen kürzer als das erste Segment . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –9
– Petiolus lateral gestreift; Bohrer deutlich länger . . . . . . . . . . . . . . . . . –10
9. Schläfen und Mesopleuren neben der Körnelung fein und zerstreut punktiert; Bohrer dorsal vor der Spitze flach und rundlich ausgerandet (Abb. 91).
*hungaricus* spec. nov. ♀
– Schläfen und Mesopleuren nur gekörnelt; Bohrer dorsal kaum sichtbar ausgerandet (Abb. 90).
*asper* spec. nov. ♀♂
10. Einschnitt des Bohrers etwa in seiner Mitte gelegen; Fühler 19gliedrig.
*terebrator* (Horstmann) ♀

– Einschnitt des Bohrers weit hinter der Mitte gelegen . . . . . . . . . . . . . . –11

11. Fühler 21gliedrig; Bohrerspitze (Abschnitt hinter der dorsalen Ausrandung) etwa dreimal so lang wie ihre größte Höhe.

*striola* Thomson ♀♂

– Fühler 19gliedrig; Bohrerspitze etwa fünfmal so lang wie ihre größte Höhe (Abb. 92).

*intermedius* spec. nov. ♀

b). *Tersilochus (Pectinolochus) asper* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „N-W Provalski, 15 km O Sverdlovsk, Distr. Vorošilovgr., Kasparyan 5 V 974" (übersetzt) (Leningrad).

Paratypen: 11♀♀, 8♂♂ aus der Umgebung von Vorošilovgrad (Leningrad, 2♀♀, 1♂ HORSTMANN).

♀: Schläfen stark verengt (Abb. 70); Fühler etwa 24gliedrig (Abb. 80), mittlere und vorletzte Glieder gut so lang wie breit; Kopf und Thorax auffällig gleichmäßig grob gekörnelt, matt, Gesicht zusätzlich sehr fein punktiert; Sternauli sehr klein, durch einige Runzeln angedeutet; Klauen schlank, fein gekämmt (Abb. 6); Area basalis deutlich ausgebildet, deutlich umgrenzt, etwa dreimal so lang wie breit, nicht von Runzeln begleitet; Area postica in der Regel nicht vollständig geteilt; Stigmen um knapp zwei Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, Verbindungssteg breit; Petiolus dorsal überwiegend fein gekörnelt und gestreift, lateral basal glatt, apikal fein gestreift; Thyridien klein, quer; Bohrer schlank zugespitzt, dorsal kaum ausgerandet (Abb. 90).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Tegulae, Flügelbasis, Femora, Tibien und Tarsen gelbrot; Femora basal unterschiedlich stark verdunkelt.

Kopf 93 breit; Thorax 122 lang, 69 breit; erstes Segment 72 lang; Postpetiolus 25 lang, 22 breit; zweites Segment 29 lang, 38 breit; Bohrerklappen 51 lang; Körper etwa 290 lang.

♂: Fühler etwa 28gliedrig; Femora überwiegend dunkel; sonst wie ♀.

Verbreitung: Ukraine (Leningrad)

Flugzeit: V.

c) *Tersilochus (Pectinolochus) hungaricus* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Hüvösvölgy 10. V. 907. Biró", „Budapest Biró 907" (Budapest).

Paratypus: 1♀ „Bükk-hgs. Tardi p. vgy." (in Ungarn), „1958. V. 10 leg. Tóth S." (HORSTMANN).

♀: Schläfen deutlich verengt (Abb. 71); Fühler 21gliedrig (Abb. 81), mittlere und vorletzte Glieder wenig länger als breit; Kopf und Thorax neben der Körnelung recht dicht und sehr fein punktiert; Mesopleuren glänzend und stellenweise fast glatt; Sternauli etwas mehr als halb so lang wie die Mesopleuren; Klauen deutlich gekämmt (Abb. 7); Area basalis etwa eineinhalbmal so lang wie breit, durch Runzeln undeutlich; Stigmen etwa um einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, mit ihr durch einen breiten Steg verbunden; Petiolus dorsal kaum gestreift, lateral fast ganz glatt; Thyridien quer; Bohrer dorsal vor der Spitze nur flach ausgerandet (Abb. 91).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Tegulae, Flügelbasis, Trochanteren, Trochantellen, Femora, Tibien und Tarsen gelbbraun bis rotbraun; Femora III etwas verdunkelt.

Kopf 107 breit; Thorax 165 lang, 89 breit; erstes Segment 89 lang; Postpetiolus 37 lang, 30 breit; zweites Segment 38 lang, 64 breit; Bohrerklappen 64 lang; Körper etwa 440 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Ungarn (Budapest), Ukraine (Leningrad).

Flugzeit: V.

d) *Tersilochus (Pectinolochus) intermedius* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Slavjanogorsk NW Slavjansk, Donetsk. Kasparyan 30. IV. 974“ (übersetzt) (Leningrad).

♀: Fühler 19gliedrig (Abb. 82), mittlere und vorletzte Glieder deutlich länger als breit; Kopf und Thorax nur gekörnelt, matt; Sternauli als schmale Grubenreihe, über mehr als die Hälfte der Mesopleuren reichend; Klauen schlank, deutlich gekämmt (Abb. 8); Area basalis ausgebildet, schmal, etwa halb so lang wie die Area postica; Stigmen um etwa zwei Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, Verbindungssteg etwas schmäler als das Stigma; Petiolus dorsal fein, lateral deutlich gestreift; Bohrer schlank, einfach gebogen, Ausrandung rundlich; Spitze hinter der Ausrandung etwa fünfmal so lang wie die größte Höhe des Bohrers (Abb. 92).

Schwarz; Palpen, Mandibelmitte, Tegulae und Flügelbasis gelb; Trochanteren und Trochantellen I und II und alle Femora, Tibien und Tarsen rotbraun bis braun.

Kopf 80 lang; Thorax 130 lang, 69 breit; erstes Segment 76 lang; Postpetiolus 29 lang, 30 breit; zweites Segment 39 lang, 44 breit; Bohrerklappen 130 lang; Körper etwa 340 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Ukraine.

Flugzeit: IV.

e) *Tersilochus (Pectinolochus) rossicus* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „3 km NW Antračita bei Vorošilovgrad Wald Kasparyan 10. V. 974“ (übersetzt) (Leningrad).

Paratypen: 5♀♀ vom gleichen Fundort und -tag (Leningrad, 1♀ HORSTMANN).

♀: Fühler 21gliedrig (Abb. 83), mittlere Glieder deutlich, vorletzte wenig länger als breit; Kopf und Thorax gekörnelt, matt; Speculum mit Seidenglanz; Sternauli als deutliche kurze Furche; Klauen schlank, basal sehr schwach gekämmt (Abb. 9); Area basalis ausgebildet, aber durch begleitende Runzeln undeutlich, etwa zweimal so lang wie breit; Stigmen an der Seitenleiste liegend oder um einen Durchmesser von ihr entfernt, Verbindungssteg breit; Petiolus dorsal und lateral gestreift; Thyridien klein, knapp so lang wie breit; Bohrer schlank, einfach gebogen, etwa so hoch wie die Dicke der Tarsen III, dorsal vor der Spitze mit einem schmalen Einschnitt (Abb. 93).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Fühlerbasis (bis etwa zum fünften Glied), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbrot; Coxen III basal verdunkelt; Abdomen dunkel; zweites Tergit dorsal und die folgenden lateral rotbraun überlaufen.

Kopf 85 breit; Thorax 140 lang, 72 breit; erstes Segment 83 lang; Postpetiolus 33 lang, 27 breit; zweites Segment 42 lang, 76 breit; Bohrerklappen 212 lang; Körper etwa 360 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Ukraine.

Flugzeit: V.

f) *Tersilochus (Pectinolochus) ungularis* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Berg.-Neukirchen Flußgenist 13.3.65 leg. Boneß" (HORSTMANN).

Paratypen: 2♀♀ „3 km NW Antračita bei Vorošilovgrad Wald Kasparyan 1.5.974" (übersetzt) (Leningrad).

♀: Schläfen stark verengt (Abb. 74); Fühler 19gliedrig (Abb. 84), mittlere Glieder deutlich, vorletzte wenig länger als breit; Kopf und Thorax neben der Körnelung sehr fein und undeutlich punktiert; Speculum glänzend; Sternauli als eine kurze Reihe von Runzeln ausgebildet; Klauenglieder besonders kräftig, Klauen kurz, kräftig gebogen, basal fein gekämmt (Abb. 10); Radiusanhang kürzer als die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv länger als der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv; Area basalis in der Regel als Kiel ausgebildet (teilweise von Runzeln begleitet), weniger als halb so lang wie die Area postica; Stigmen um mindestens einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, Verbindungssteg schmal; Petiolus dorsal und lateral kräftig gestreift, auch Postpetiolus überwiegend fein gestreift; Bohrer schlank, einfach gebogen, dorsal vor der Spitze sehr flach ausgerandet, ventral sehr fein gezähnt (Abb. 94).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Fühlerbasis (bis etwa zum sechsten Glied), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbrot; Pronotum lateral unterschiedlich stark rot gezeichnet; Abdomen hinter dem ersten Segment rotbraun, vom dritten an dorsal dunkel gezeichnet.

Kopf 93 breit; Thorax 140 lang, 79 breit; erstes Segment 79 lang; Postpetiolus 36 lang, 37 breit; zweites Segment 44 lang, 74 breit; Bohrerklappen 197 lang; Körper etwa 370 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Westdeutschland (HORSTMANN), Ukraine (Leningrad).

Flugzeit: V.

g) *Tersilochus (Tersilochus) brevissimus* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „SzSztMiklós Biró. 912. IV." (= Szigetszentmiklós bei Budapest), „14. IV." (Budapest).

Paratypen: 1♀ wie vor, Fangdatum 24. IV. (HORSTMANN), 1♀ „I, TN, Riva del Garda, M. Brione 250 m, 21.4.73 Hbth." (HAESELBARTH).

Die Art gehört zur *Tersilochus-jocator*-Gruppe. Im Unterschied zu den bekannten Arten sind die Fühler, die Sternauli und der Bohrer sehr kurz.

♀: Schläfen sehr stark verengt (Abb. 75); Gesicht etwas schmäler als die Stirn; Clypeus im Profil flach, Endrand flach vorgerundet; Wangenfurche kaum kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 19gliedrig (Abb. 85), alle Glieder etwas länger als breit; Kopf und Thorax neben der Körnelung nicht punktiert; Sternauli als kurze Grubenreihe, weniger als halb so lang wie die Mesopleuren; Azetabulae fehlen; Radiusanhang wenig kürzer als

die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv sehr kurz; rücklaufender Nerv weniger als zur Hälfte unpigmentiert; Area basalis etwa zweimal so lang wie breit; Area postica vollständig geteilt; Stigmen knapp um einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, mit ihr durch einen breiten Steg verbunden; Petiolus dorsal mit feinen Längskörnelreihen, lateral vollständig gestreift; Thyridien sehr kurz; Bohrerspitze dorsal und ventral fein gezähnt (Abb. 95).

Schwarz; Palpen braun, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Flügelbasis, Trochantellen, Femora, Tibien und Tarsen gelbrot; Tegulae braun; Tarsenspitzen dunkel; zweites Abdominaltergit braun überlaufen (bei dem Paratypus aus Italien Clypeus dunkel).

Kopf 80 breit; Thorax 110 lang, 61 breit; erstes Segment 66 lang; Postpetiolus 24 lang, 23 breit; zweites Segment 28 lang, 42 breit; Bohrerklappen 44 lang; Körper etwa 290 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Ungarn (Budapest, Horstmann), Norditalien (Haeselbarth).

Flugzeit: IV.

h) *Tersilochus (Tersilochus) curvator* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „Lp. m." (= Lapponia meridionalis), „Bhn", „24/6" (Holmgren, unter *Thersilochus saltator*).

Das Weibchen dieser Art hatte ich unter dem Namen *Tersilochus saltator* (Fabricius) beschrieben (Horstmann 1971, S. 130). Der Name *Ichneumon saltator* Fabricius, 1781 ist aber präokkupiert (durch *Ichneumon saltator* Müller, 1776), außerdem ist der Typus dieser Art verschollen und ihre Deutung höchst unsicher. Auch Gravenhorst (1829, S. 777 ff.) hatte keine klaren Vorstellungen, und erst bei Holmgren (1860, S. 140; ♀ excl. ♂) ist das Weibchen hinreichend gut abgegrenzt (vgl. Horstmann l. c.).

♀: In Ergänzung zur Beschreibung bei Horstmann (l. c.) werden hier die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zu *Tersilochus liopleuris* Thomson angegeben: Fühler 18–21gliedrig (*liopleuris:* 22–24gliedrig); Scheibe der Mesopleuren fein gekörnelt, selten dazu fein punktiert (*liopleuris:* glänzend, kaum gekörnelt, fein punktiert); Sternauli meist fast verloschen (*liopleuris:* mindestens über die halbe Breite der Mesopleuren reichend); Petiolus lateral in der Regel gestreift (*liopleuris:* fast glatt); Bohrer am Ende deutlich, aber nicht rechtwinklig aufgebogen (*liopleuris:* fast rechtwinklig aufgebogen).

♂: Fühler 21gliedrig, alle Glieder wenig länger als breit, die drei basalen Glieder gelbbraun; Stigmen des Mittelsegments um einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt und mit ihr durch einen breiten Steg verbunden; Thyridien wenig länger als breit; sonst wie ♀.

Verbreitung: Nord- und Mittelschweden (Holmgren, Stockholm), Finnland (Hellén, Hinz), Mittelnorwegen (Berlin), Irland (Townes, Washington), Südengland (London), Norddeutschland (Berlin, Eberswalde), Böhmen (Šedivý).

Flugzeit: V–VII.

i) *Tersilochus (Tersilochus) petiolaris* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Durmitor, Žabljak env.; Crna Gora, Jugoslavia, 25. 6.–7. 7. 1958 Bouček" (Šedivý).

Paratypen: 3♀♀ aus den Gebieten um Moskau, Georgievisk (Kaukasus) und Antračita (Ukraine) (Leningrad).

Die Art gehört zur *Tersilochus-jocator*-Gruppe und unterscheidet sich von den anderen Arten durch die überwiegend glatten Petiolusseiten, die verlängerten Thyridien und durch die Kombination von flachem Clypeus, dunklen Fühlern und hell gezeichnetem Abdomen.

♀: Schläfen stark verengt (Abb. 76); Gesicht wenig schmäler als die Stirn; Clypeus im Profil fast flach, Endrand flach vorgerundet; Wangenfurche wenig kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 22gliedrig (Abb. 86), mittlere Glieder wenig, vorletzte kaum länger als breit; Kopf und Thorax neben der Körnelung nicht punktiert; Scheibe der Mesopleuren matt, im Bereich der Sternauli mit Längskörnelreihen oder kurzen Runzeln; Sternauli selbst kaum ausgebildet; Azetabulae deutlich zweilappig; Radiusanhang knapp so lang wie die Breite des Pterostigmas; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal, etwa zur Hälfte unpigmentiert; Area basalis etwa so lang wie breit, durch Runzeln undeutlich; Area postica nicht vollständig geteilt; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Petiolus dorsal ganz, lateral überwiegend glatt, nur apikal wenig gestreift; Glymmen klein; Dorsolateralleisten fein; Thyridien knapp zweimal so lang wie breit; Bohrer dorsal deutlich, ventral fein gezähnt (Abb. 96).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Tegulae, Flügelbasis, Femora, Tibien und Tarsen gelbbraun; Femora basal unterschiedlich stark verdunkelt; Clypeusspitze braun; Abdomen hinter dem ersten Segment braun, dorsal dunkel gezeichnet.

Kopf 85 breit; Thorax 119 lang, 62 breit; erstes Segment 77 lang; Postpetiolus 27 lang, 22 breit; zweites Segment 30 lang, 34 breit; Bohrerklappen 133 lang; Körper etwa 300 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Mittel- und Südrußland (Leningrad), Montenegro/Jugoslawien (Šedivý).

Flugzeit: V–VI.

## k) *Tersilochus (Tersilochus) ruberi* spec. nov. ♀ ?♂

Holotypus (♀): ,,Avellino IV-1916 *Coeliodes*" (Portici).

Paratypen: 1♀: ,,Avellino *Celiodes* 3-XI-916" (Horstmann), 1♀ ,,Mecklenburg Göldewitzer Moor Rabeler S. G.", ,,G. 150 *Betula*" (Berlin), 2♀♀ ,,B'c't'y. Co ST AWS. (3) 28. 5. 44", bzw. ,,... (5)6. 6. 44" (in Irland) (Washington).

Die Art gehört in die *Tersilochus-obliquus*-Gruppe. Sie steht neben *subdepressus* Thomson und *longicaudatus* Horstmann, weicht aber von beiden durch den kurzen Bohrer ab. Sie fand sich als zweite Art neben *Tersilochus coeliodicola* Silvestri in dem Material, das von Silvestri aus *Coeliodes ruber* Marsh. gezogen wurde (vgl. Silvestri 1917, S. 170 ff.). Von dieser Art unterscheidet sie sich am deutlichsten durch die Form des Bohrers.

♀: Schläfen sehr stark verengt (Abb. 77); Clypeus im Profil etwas gerundet, ohne Quereindruck, vor dem Endrand nur schmal glatt; Fühler etwa 21gliedrig (Abb. 87), alle Glieder länger als breit; Hypostomalraum fein gekörnelt; Kopf und Thorax gekörnelt, nicht punktiert; Sternauli durch eine kurze Reihe von Runzeln angedeutet; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal, etwa zur Hälfte unpigmentiert; Klauen nicht gekämmt; Area basalis schmal, etwa vier- bis sechsmal so lang wie breit, durch Runzeln begleitet; Area postica vollständig geteilt; Stigmen um etwa einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, mit dieser durch einen breiten Steg verbunden; Petiolus dorsal und lateral vollständig gestreift; Thyridien deutlich quer; Bohrer einfach schwach gerundet, Spitze dorsal flach ausgerandet, ventral nicht gezähnt (Abb. 97).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Basis dunkel) und Clypeusspitze gelbrot; Tegulae und Flügelbasis gelb; Coxen schwarzbraun; Beine sonst gelbrot.

Kopf 86 breit; Thorax 128 lang, 67 breit; erstes Segment 75 lang; Postpetiolus 25 lang, 28 breit; zweites Segment 32 lang, 58 breit; Bohrerklappen 102 lang; Körper etwa 360 lang.

?♂: Fühler 22gliedrig; Area basalis sehr schmal; Thyridien etwa so lang wie breit (nach dem von SILVESTRI gezogenen Material, von *coeliodicola* Silvestri nicht sicher zu unterscheiden).

Verbreitung: Irland (Washington), Norddeutschland (Berlin), Mittelitalien (Portici).

Flugzeit: V–VI.

Wirt: *Coeliodes ruber* Marsh. (Curculionidae) (Portici).

## l) *Tersilochus (Tersilochus) rufovarius* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): ,,Krasnitzy, 55 km S Leningrad Kasparyan 27. 5. 973" (übersetzt) (Leningrad).

Die Art gehört zur *Tersilochus-jocator*-Gruppe und stimmt in der Struktur der Mesopleuren und in der Abdomenfarbe mit *jocator* Holmgren überein. Sie weicht ab durch den flachen Clypeus und die sehr gedrungenen roten Fühler.

♀: Schläfen stark verengt (Abb. 78); Clypeus im Profil völlig flach, Endrand flach vorgerundet; Wangenfurche etwa so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Fühler 24gliedrig (Abb. 88), fadenförmig, sehr gedrungen, vorletzte Glieder quer; Kopf und Thorax gekörnelt; Scheibe der Mesopleuren sehr fein und zerstreut punktiert, mit Längskörnelreihen; Sternauli deutlich, fast so lang wie die Breite der Mesopleuren; Azetabulae sehr schmal; Radiusanhang knapp so lang wie die Breite des Pterostigmas; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal, etwa zur Hälfte unpigmentiert; Area basalis etwas länger als breit, durch Runzeln undeutlich; Area postica vollständig geteilt; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Petiolus dorsal stellenweise fein gestreift oder mit Körnelreihen, lateral vollständig gestreift; Thyridien klein, quer; Bohrer schlank; Spitze dorsal deutlich, ventral fein gezähnt (Abb. 98).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Fühler (ganz), Tegulae, Flügelbasis, Beine (Basis der Coxen III dunkel) und Abdomen hinter dem ersten Segment gelbrot; drittes Tergit dorsal dunkel gefleckt.

Kopf 93 breit; Thorax 137 lang, 66 breit; erstes Segment 88 lang; Postpetiolus 34 lang, 29 breit; zweites Segment 33 lang, 51 breit; Bohrerklappen 102 lang; Körper etwa 350 lang.

♂: unbekannt.

Verbreitung: Nordwestrußland (Leningrad).

Flugzeit: V.

## m) *Tersilochus (Tersilochus) varius* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): ,,Smolniki bei Iława 11.–25. 5. 72 leg. Sawoniewicz" (SAWONIEWICZ).

Paratypen: 44♀♀, 12♂♂ vom gleichen Fundort (SAWONIEWICZ, 5♀♀, 5♂♂ HORSTMANN).

Die neue Art gehört in die *Tersilochus-obliquus*-Gruppe und steht neben *subdepressus* Thomson. Sie unterscheidet sich von dieser Art durch die völlig fehlenden Sternauli und die dorsal nicht gezähnte Bohrerspitze. Von *ruberi* spec. nov., dem sie durch den kurzen Bohrer nahesteht, weicht *varius* ebenfalls durch die fehlenden Sternauli ab.

♀: Schläfen deutlich verengt (Abb. 79); Clypeus im Profil fast flach, Endrand flach vorgerundet; Wangenfurche etwa so lang wie zwei Drittel der Breite der Mandibelbasis; Fühler etwa 23gliedrig (Abb. 89), vorletzte Glieder wenig länger als breit; Hypostomalraum fast glatt; Kopf und Thorax fein gekörnelt; Schläfen ziemlich glänzend; Thorax neben der Körnelung sehr fein und zerstreut punktiert; Speculum stellenweise glatt; Sternauli fehlen ganz, ihr Bereich durch eine breite und flache Eindellung angedeutet; rücklaufender Nerv deutlich postfurcal, etwa zur Hälfte unpigmentiert; Klauen nicht gekämmt; Area basalis zwei- bis dreimal so lang wie breit, durch begleitende Runzeln undeutlich; Area postica vollständig geteilt; Stigmen um knapp einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt, mit ihr durch einen breiten Steg verbunden; Petiolus dorsal fast glatt, lateral vollständig gestreift; Thyridien ausgebildet, etwas quer; Bohrer einfach schwach gerundet, Spitze dorsal flach ausgerandet, ventral deutlich gezähnt (Abb. 99).

Schwarz; Palpen, Mandibeln (Zähne dunkel), Clypeusspitze, Fühlerbasis (bis etwa zum zweiten Glied), Tegulae, Flügelbasis und Beine gelbrot; Coxen III dunkel.

Kopf 105 breit; Thorax 165 lang, 84 breit; erstes Segment 94 lang; Postpetiolus 37 lang, 34 breit; zweites Segment 48 lang, 62 breit; Bohrerklappen 171 lang; Körper etwa 460 lang.

Var. ♀: Ventrale Zähne der Bohrerspitze mehr oder weniger stark reduziert (Abb. 100).

♂: Thyridien etwas länger als breit; Femora III (selten auch II) basal verdunkelt; Abdomen median mehr oder weniger ausgedehnt rotbraun gezeichnet; sonst wie ♀.

Verbreitung: Polen (Sawoniewicz).

Flugzeit: V.

## V. Revision der Gattung Barycnemis Förster

Entsprechend der alten, auf Holmgren (1858, S. 328f.) zurückgehenden Aufteilung der Tersilochinen auf die Gattungen *Porizon* auct. und *Tersilochus* Holmgren hat Schmiedeknecht (1910, S. 2052) die hier behandelten Arten, auf mehrere Gattungen verteilt, als eigene Subtribus den anderen Tersilochinen-Gattungen gegenübergestellt. Dieser Auffassung bin ich im ersten Teil meiner Revision gefolgt (Horstmann 1971, S. 47). Townes (1971, S. 38ff) dagegen faßt alle hierher gehörenden Arten in einer Gattung zusammen und weist darauf hin, daß diese mit *Probles* Förster sehr nahe verwandt ist. Seine Argumente halte ich für überzeugend. Es war mir nicht möglich, eindeutige Unterschiede zwischen beiden Gattungen zu finden (vgl. auch Townes 1971, S. 34). Folgende Merkmale gelten für die Mehrzahl der Arten:

| | *Barycnemis* Förster | *Probles* Förster |
|---|---|---|
| Sternauli | fast oder ganz gerade | deutlich gebogen |
| Tibiensporne III | an der Spitze deutlich gekrümmt | fast gerade |
| Bereich der Area basalis | mehr als halb so lang wie die Area postica | etwa halb so lang wie die Area postica |

Zu *Barycnemis* gehören auch die Arten, auf die nur zwei der genannten Merkmale zutreffen.

Eine weitere Untergliederung der Gattung ist nicht leicht zu finden. THOMSON (1889, S. 1361 ff) hat die Arten auf fünf Untergattungen verteilt: *Porizon* auct., *Barycnemis* Förster, *Leptopygus* Förster, *Cratophion* Thomson und *Cyrtophion* Thomson. Mit wenigen Veränderungen halte ich diese Einteilung auch jetzt noch für richtig. Allerdings sind gerade die auffälligsten Merkmale (Form der Hinterbeine, Form des Bohrers) für eine Einteilung wenig brauchbar, da es sich offensichtlich um Anpassungen an die Lebensweise handelt. Recht gute Unterschiede finden sich in der Form der Sternauli und des Petiolus. Es ist aber zur Zeit sehr fraglich, ob es sich bei allen hier unterschiedenen sechs Artengruppen um echte Untergattungen handelt, da sie zum Teil nur wenige europäische Vertreter besitzen und sich die Variabilität der Merkmale deshalb noch nicht beurteilen läßt. Deshalb habe ich auf Neubenennungen, die in einigen Fällen notwendig wären, verzichtet.

### *Barycnemis* Förster

*Barycnemis* Förster, 1868, S. 147.
Typusart: *Porizon claviventris* Gravenhorst (BRISCHKE 1880, S. 192).
*Leptopygus* Förster, 1868, S. 147 (TOWNES 1971, S. 38).
Typusart: *Ichneumon harpurus* Schrank (VIERECK 1914, S. 84).
*Cratophion* Thomson, 1889, S. 1363 (TOWNES 1971, S. 38).
Typusart: *Porizon gravipes* Gravenhorst (VIERECK 1914, S. 37).
*Cyrtophion* Thomson, 1889, S. 1367 (TOWNES 1971, S. 38f).
Typusart: *Porizon dissimilis* Gravenhorst (VIERECK 1914, S. 40; TOWNES 1971, S. 39).
*Zasternaulax* Viereck, 1912, S. 647 (TOWNES 1945, S. 705).
Typusart: *Zasternaulax simplicicornis* Viereck.
*Porizonidea* Viereck, 1914, S. 122 (TOWNES 1971, S. 39).
Typusart: *(Porizon hostilis* Gravenhorst) = *gravipes* Gravenhorst.

Schläfen unterschiedlich lang, hinter den Augen nicht bis sehr deutlich verengt; Palpen nicht verlängert; Maxillen und Labium kurz vorstehend; Mandibeln schlank, oberer Zahn wenig bis deutlich länger als der untere; Clypeus groß, etwa so lang wie das Gesicht, im Profil flach, weitgehend glatt, basal fein zerstreut bis deutlich punktiert, Endrand vorgerundet; Fühler 20–42gliedrig, faden- oder borstenförmig; Augen innen nicht ausgerandet; Hypostomalleiste verloschen; Kopf mit glattem oder gekörneltem Grund, sehr fein bis deutlich punktiert.

Notauli vorn deutlich, dorsal verloschen, erreichen nicht die Mitte des Mesoscutums; vordere Mesosternalquerleiste an ihrem oberen Ende wenig gebogen, trifft auf den Vorderrand der Mesopleuren in spitzem Winkel in Höhe des unteren Drittels des Pronotum-Hinterrandes; Sternauli deutlich, länger als die Hälfte der Mesopleuren, gerade oder schwach gebogen; Radiusanhang länger als die Breite des Pterostigmas; rücklaufender Nerv mehr oder weniger stark postfurcal, mit einem breiten Fenster; Brachialzelle am Ende geschlossen; Beine schlank bis stark gedrungen, oft hintere Femora und Tibien verkürzt und verdickt, die Tarsen verlängert; Tibiensporne III in aller Regel am Ende deutlich gekrümmt, deutlich weniger als halb so lang wie die Metatarsen; Klauen schlank, nicht gekämmt.

Mittelsegment lang, oft stark verlängert; Area basalis mehr als halb so lang wie die Area postica, durch zwei parallele Leisten begrenzt oder als Längsgrube oder Längskiel ausgebildet, oft durch Runzeln undeutlich; Seitenfelder der Area postica höchstens halb so lang

wie diese, oft mit teilweise verloschener Begrenzung; Stigmen des Mittelsegments um höchstens einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Stigmen des ersten Segments wenig bis deutlich hinter der Mitte; Petiolus lateral mit mehr oder weniger großen Glymmen, dazu glatt oder gestreift, Dorsolateralleisten ausgebildet; erstes Segment dorsal glatt oder gestreift; die folgenden Tergite glatt, nur das zweite lateral in der Regel wenig, selten fast vollständig zerstreut punktiert; letzte Tergite dorsal am Endrand oft mehr oder weniger stark ausgerandet oder eingeschnitten; Bohrer sehr unterschiedlich, mehr oder weniger stark aufgebogen, kompreß oder depreß, dorsal vor der Spitze sehr flach und breit rundlich oder gar nicht ausgerandet.

Viele Arten zeigen einen deutlichen Sexualdimorphismus, und zwar weichen die Weibchen stets stärker vom Ursprung der Gattung (dem die Arten der Gruppe *filicornis* vermutlich am nächsten stehen) ab als die Männchen. Aus diesem Grund ist der Sexualdimorphismus bei den am meisten abgeleiteten Arten am stärksten ausgeprägt. Die Weibchen sind in der Regel mit Hilfe guter Merkmale leicht bestimmbar, während sich die Männchen oft sehr ähnlich sind.

Im einzelnen weichen die Männchen von den Weibchen vor allem in folgenden Merkmalen ab: Gesicht nicht stark verkürzt, etwa so lang wie die Stirn; Fühler etwa in Höhe der Mitte der Facettenaugen ansetzend; Sternauli breiter und deutlicher aufgebogen (vor allem bei der *bellator*-Artengruppe); Hinterbeine schlank; Metatarsen stets kürzer als die Tibien III; Mittelsegment rauher gerunzelt als bei den Weibchen; Area basalis oft ausgebildet (Ausnahmen *exhaustor* und die Arten der *gravipes*-Artengruppe); Area postica oft mit Mittellängskiel (teilweise verkürzt), nur selten kürzer als die Area basalis; Petiolus lateral stärker gestreift als bei den Weibchen, mit größeren Glymmen, auch dorsal oft stärker gestreift; Thyridien länger.

Die Arten fliegen im Hochsommer und Herbst. Viele Arten sind häufig auf Umbelliferen-Dolden auf Wiesen zu finden. Soweit Wirte bekannt sind, handelt es sich um Käferlarven, die im Boden leben. Der schlanke Körper und die sehr gedrungenen Beine einiger Arten deuten darauf hin, daß sie ihre Wirte in Bodenspalten aufsuchen.

## Tabelle der Artengruppen

### Weibchen

1. Rücklaufender Nerv fast interstitial (Abb. 121); Areolarquernerv lang; Mittelsegment mit Basalkiel; Bohrerklappen doppelt so lang wie das erste Segment; Bohrer kompreß.
*exhaustor*-Artengruppe

– Rücklaufender Nerv durchaus nicht interstitial; Areolarquernerv oft sehr kurz; Mittelsegment unterschiedlich; Bohrer stets kürzer . . . . . . . . . . . –2

2. Petiolus lang, schlank, lateral überwiegend glatt; Glymmen ganz apikal; Bohrer schlank, deutlich vorstehend, kompreß (Abb. 125).
*harpura*-Artengruppe

– Petiolus gedrungen, lateral teilweise deutlich gestreift (Ausnahme *gracillima*); Glymmen laufen nach vorne in deutliche Furchen aus; Bohrer unterschiedlich . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –3

3. Sternauli als sehr schmale, feine und fast gerade Furche ausgebildet; Area basalis mindestens so lang wie die Area postica; Metatarsen III beim Weibchen mindestens so lang wie die Tibien III (Ausnahme *claviventris*).
*bellator*-Artengruppe

– Sternauli als relativ breite quergestreifte Furche ausgebildet, in aller Regel vorn deutlich etwas nach oben gebogen oder dort in Runzeln aufgelöst; Area basalis in aller Regel kürzer als die Area postica (Ausnahme *probloides*); Metatarsen III stets kürzer als die Tibien III . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –4

4. Scheitel und Schläfen deutlich punktiert, auf dem Scheitel die Punkte breiter als die Zwischenräume; Bohrer kurz, in der Regel die Hinterleibsspitze kaum überragend, dick, etwas kompreß, auf der ganzen Länge stark nach oben aufgebogen (Abb. 147).
*gravipes*-Artengruppe

– Scheitel und Schläfen höchstens fein und zerstreut punktiert; Bohrer schlank, deutlich vorstehend . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –5

5. Siebentes und achtes Tergit lang beborstet; Borsten länger als die sichtbaren Teile der Tergite; Bohrer depreß (Abb. 148).
*agilis*-Artengruppe

– Letzte Tergite nur kurz beborstet; Bohrer kompreß (Abb. 149). .
*filicornis*-Artengruppe

## Männchen*

1. Rücklaufender Nerv etwa interstitial; Areolarquernerv lang; Mittelsegment mit Basalkiel.
*exhaustor* (Fabricius)

– Areolarquernerv höchstens so lang wie der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv; Area basalis oft ausgebildet . . –2

2. Kopf und Thorax deutlich punktiert, auf der Stirn Punkte stellenweise breiter als die Zwischenräume, auf den Schläfen Punkte stellenweise so breit wie die Zwischenräume.
*gravipes*-Artengruppe

– Schwächer und weitläufiger punktiert . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –3

3. Petiolus lateral überwiegend glatt.
*harpura*-Artengruppe

– Petiolus lateral überwiegend gestreift . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –4

* Männchen von *claviventris*, *guttulator* und *probloides* unbekannt.

4. Siebentes und achtes Tergit lang beborstet; Borsten länger als der sichtbare Teil der Tergite.

*agilis* (Holmgren)

– Letzte Tergite normal beborstet, Borsten kürzer . . . . . . . . . . . . . . . . –5

5. Area basalis länger als die Area postica.

*bellator*-Artengruppe

– Area basalis höchstens so lang wie die Area postica.

*filicornis* (Thomson)

Artengruppe *exhaustor* (Fabricius)

Hierher gehört nur eine europäische Art. THOMSON (1889, S. 1361 f) und SCHMIEDEKNECHT (1910, S. 2061 f) haben diese in die Gattung *Porizon* Fallén gestellt. Da dieser Name für diese Artengruppe nicht verfügbar ist (Diskussion bei HORSTMANN 1970d, S. 77 f), hat VIERECK (1914, S. 122) statt dessen die Gattung *Porizonidea* errichtet, als deren Typusart aber in Unkenntnis der Typen *Porizon hostilis* Gravenhorst gewählt. Diese Art gehört in die *gravipes*-Artengruppe (vgl. dort), deshalb steht für die *exhaustor*-Artengruppe kein gültiger Name zur Verfügung.

a) *Barycnemis exhaustor* (Fabricius) ♀♂

Ichneumon exhaustor Fabricius, 1798, S. 226 f.
Typus verschollen, Deutung nach ZETTERSTEDT (1838, S. 396) und HOLMGREN (1860, S. 133).

Schläfen so lang wie die Breite der Augen, nach hinten deutlich verengt (Abb. 101), beim Männchen weniger; oberer Mandibelzahn wenig länger als der untere; Wangenfurche kaum länger als die Breite der Mandibelbasis; Clypeus basal deutlich punktiert, subapikal glatt; Gesicht etwas schmäler als die Stirn; Fühler etwa 37gliedrig (Abb. 111), etwas zugespitzt, vorletzte Glieder etwa so lang wie breit; Hypostomalraum fein punktiert, stellenweise längsrissig; Ocellendreieck etwa rechtwinklig; Abstand zwischen den hinteren Ocellen kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Gesicht, Stirn und Scheitel deutlich und dicht punktiert auf gekörneltem Grund; Schläfen fein zerstreut punktiert auf fein gekörneltem Grund, glänzend; Pro- und Mesonotum deutlich und dicht punktiert auf gekörneltem Grund; Speculum der Mesopleuren nur fein gekörnelt; Scheibe der Mesopleuren, Mesosternum und Metapleuren zerstreut punktiert auf fein gekörneltem Grund, Punkte meist schmäler als die Zwischenräume; Scutellum etwa bis zur Mitte gerandet; Azetabulae sehr schwach zweilappig; Sternauli wenig länger als die halbe Breite der Mesopleuren, als breite, deutlich etwas gebogene Grubenreihe ausgebildet; Radiusanhang etwa so lang wie das Pterostigma; Areolarquernerv deutlich länger als der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv (Abb. 121); Diskoidalwinkel etwa ein Rechter; Nervellus etwa vertikal; Beine in beiden Geschlechtern kräftig, aber ohne Besonderheiten; Tibiensporne III am Ende deutlich, aber nicht besonders stark gekrümmt (die Spitze bricht anscheinend gelegentlich ab); Area basalis in beiden Geschlechtern als Kiel (beim Weibchen vorne oft in Runzeln aufgelöst), erreicht zwei Drittel der Länge der Area postica (beim Männchen relativ etwas länger); Area postica lateral oft nicht vollständig begrenzt; Mittelsegment median rauh gekörnelt und stellenweise längsgerunzelt, lateral fein gekörnelt und zerstreut punktiert; Stigmen knapp um einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; erstes Segment dorsal flach, fast glatt, im

Bereich des Postpetiolus fein zerstreut punktiert; dieser beim Weibchen gerundet; Petiolus lateral weitgehend glatt; Glymmen am Ende, wenig deutlich; Thyridien deutlich länger als breit; beim Weibchen zweites Tergit lateral basal fein punktiert, beim Männchen alle Tergite vom zweiten an lateral fein punktiert; Bohrer schlank, kompreß, nicht stark aufgebogen, dorsal vor der Spitze sehr flach ausgerandet (Abb. 122).

Schwarz; Palpen, Mandibelmitte, Clypeusspitze und Flügelbasis rotbraun bis dunkelbraun; Tegulae dunkelbraun bis schwarz; Pterostigma dunkelbraun; Flügel etwas getrübt; Trochantellen, Femora, Tibien und Tarsen rot; Abdomen vom zweiten Segment an rot, dieses dorsal basal dunkel gefleckt, auch Abdomenspitze oft verdunkelt (beim Männchen deutlich und breit).

Kopf 146 breit; Thorax 293 lang, 127 breit; erstes Segment 144 lang; Postpetiolus 69 lang, 52 breit; zweites Segment 99 lang, 102 breit; Femora III 149 lang, 47 breit; Tibien III 146 lang; Metatarsen III 83 lang; Bohrerklappen 276 lang; Körper etwa 730 lang.

Verbreitung: Lappland (Zetterstedt), Dänemark (Kopenhagen), Niederlande (van der Vecht, Zwakhals), Nord- bis Süddeutschland (Berlin, Kopenhagen, München), Ungarn (Budapest), Südtirol (Berlin).

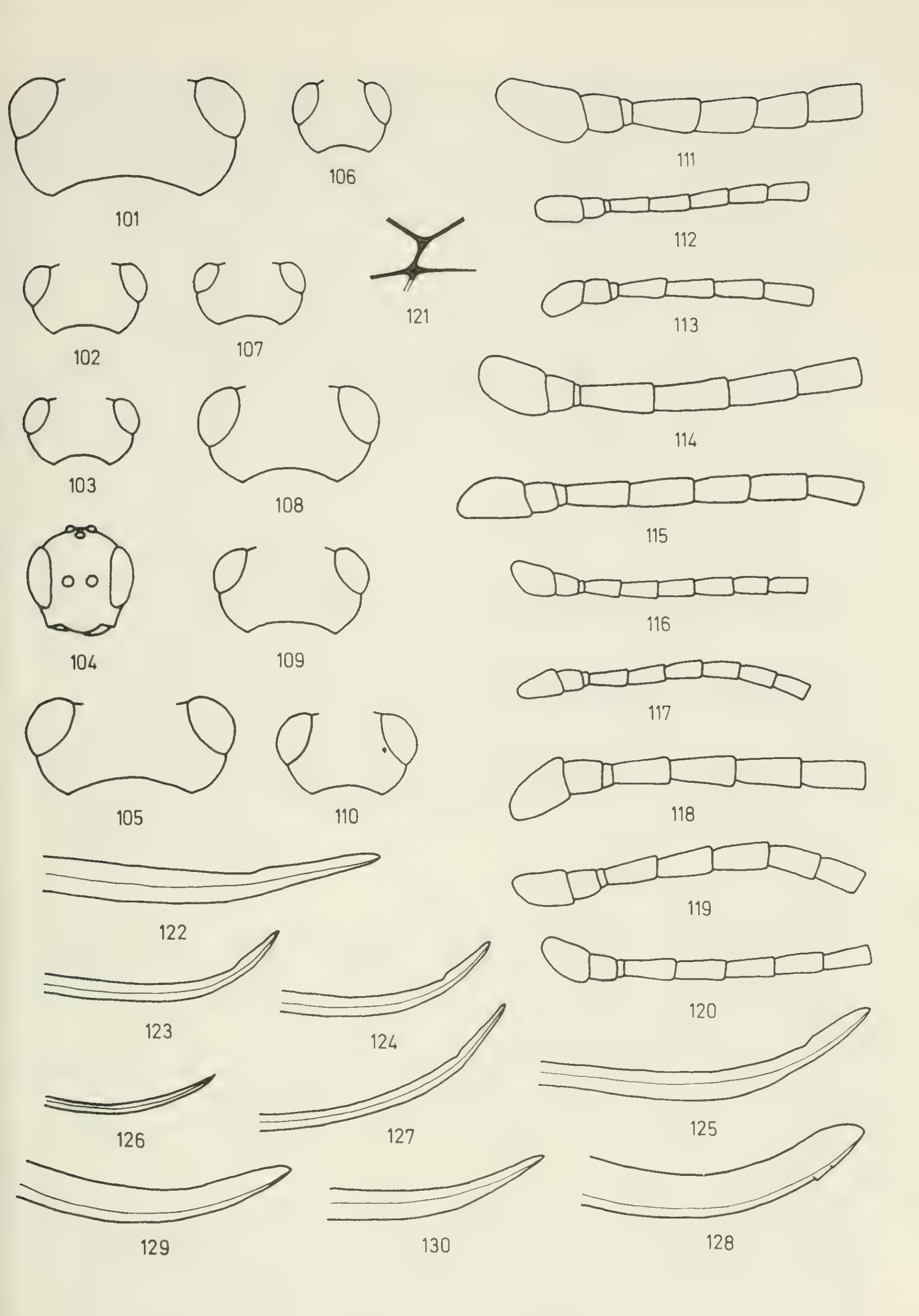
Flugzeit: III bis VII.

Artengruppe *harpura* (Schrank)

Hierher gehören vier europäische Arten. Sie sind durch den langen, lateral glatten Petiolus mit sehr kleinen Glymmen und durch den schlanken Bohrer gekennzeichnet. Für diese Artengruppe, die gut abgegrenzt ist, steht als Name *Leptopygus* Förster (syn. *Cyrtophion* Thomson) zur Verfügung.

Schläfen kurz, hinter den Augen stark verengt (Abb. 105); oberer Mandibelzahn deutlich länger als der untere; Clypeus glatt, basal sehr zerstreut punktiert; Gesicht beim Weibchen etwa so breit wie die Stirn, beim Männchen etwas schmäler; Fühler schlank, fadenförmig, in Höhe des unteren Drittels der Facettenaugen ansetzend, vorletzte Glieder wenig länger als breit; Abstand zwischen den hinteren Ocellen so lang wie ihr Abstand zu den Facettenaugen; Hypostomalraum stellenweise längsrissig, sonst glatt; Sternauli als kräftige Grubenreihe, fast über die ganze Breite der Mesopleuren reichend, deutlich etwas gebogen; vordere Mesosternalquerleiste erhaben, in der Mitte kaum gebuchtet; Areolarquernerv sehr kurz; Diskoidalwinkel etwas spitz; Beine mäßig schlank; Tibiensporne III am Ende deutlich gekrümmt; Area basalis ausgebildet, schlank, oft durch Runzeln undeutlich; Stigmen von der Seitenleiste etwa um einen halben Durchmesser

Abb. 101–130: Gattung *Barycnemis.* 101: *exhaustor* ♀, Schläfenform; 102: *dissimilis* ♀, Schläfenform; 103: *linearis* ♀, Schläfenform; 104: *linearis* ♀, Kopf von vorn; 105: *alpina* ♀, Schläfenform; 106: *gracillima* ♀, Schläfenform; 107: *blediator* ♀, Schläfenform; 108: *claviventris* ♀, Schläfenform; 109: *bellator* ♀, Schläfenform; 110: *confusa* ♀, Schläfenform; 111: *exhaustor* ♀, Fühlerbasis; 112: *dissimilis* ♀, Fühlerbasis; 113: *linearis* ♀, Fühlerbasis; 114: *alpina* ♀, Fühlerbasis; 115: *harpura* ♀, Fühlerbasis; 116: *gracillima* ♀, Fühlerbasis; 117: *blediator* ♀, Fühlerbasis; 118: *claviventris* ♀, Fühlerbasis; 119: *bellator* ♀, Fühlerbasis; 120: *confusa* ♀, Fühlerbasis; 121: *exhaustor* ♀, Areola; 122: *exhaustor* ♀, Bohrerspitze; 123: *dissimilis* ♀, Bohrerspitze; 124: *linearis* ♀, Bohrerspitze; 125: *alpina* ♀, Bohrerspitze; 126: *gracillima* ♀, Bohrerspitze; 127: *blediator* ♀, Bohrerspitze; 128: *claviventris* ♀, Bohrerspitze; 129: *bellator* ♀, Bohrerspitze; 130: *confusa* ♀, Bohrerspitze.



101
106
111
112
121
113
102
107
114
103
108
115
104
109
116
117
105
110
118
122
119
123
124
120
126
127
125
129
130
128

entfernt; erstes Segment dorsal und lateral weitgehend glatt; Petiolus schlank; Glymmen ganz am Ende, davor beim Männchen selten kurze Streifen; Thyridien etwa viermal so lang wie breit; zweites Tergit lateral sehr spärlich punktiert; Bohrer schlank, kompreß, an der Spitze deutlich stärker gebogen als an der Basis, dorsal vor der Spitze sehr flach ausgerandet (Abb. 125).

Tabelle der Arten

1. Fühler höchstens 25gliedrig; Area basalis länger als die Area postica; beim Weibchen Metatarsen III etwas länger als die Tibien III . . . . . . . . . . . . –2
– Fühler mindestens 26gliedrig; Area basalis kürzer als die Area postica; Metatarsen III kürzer als die Tibien III . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –3
2. Wangenfurche deutlich kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Mittelsegment dorsolateral fein gekörnelt.
*dissimilis* (Gravenhorst) ♀♂
– Wangenfurche beim Weibchen etwas länger, beim Männchen etwas kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Mittelsegment dorsolateral glatt.
*linearis* Ashmead ♀♂
3. Wangenfurche beim Weibchen länger als, beim Männchen etwa so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Bohrerklappen länger als das erste Segment.
*alpina* (Strobl) ♀♂
– Wangenfurche beim Weibchen knapp so lang wie, beim Männchen deutlich kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Bohrerklappen etwas kürzer als das erste Segment.
*harpura* (Schrank) ♀♂

b) *Barycnemis dissimilis* (Gravenhorst) ♀♂

*Porizon dissimilis* Gravenhorst, 1829, S. 774f.
Lektotypus TOWNES det. (♀): „f" (nach der Beschreibung aus Warmbrunn) (GRAVENHORST).
*Porizon erythrurus* Strobl, 1904, S. 97f, syn. nov.
Holotypus (♀): „*Por. erythrurus* m. ♀ 26/899 Admont ... Styria Strobl" (teilweise unleserlich) (STROBL) (Abdomen, Hinterbeine und Teile der Fühler fehlen).

*Porizon dissimilis* Gravenhorst ist von THOMSON (1889, S. 1367) fälschlich mit *P. agilis* Holmgren synonymisiert und deshalb bisher falsch gedeutet worden. *Porizon erythrurus* Strobl ist von ROMAN (1909, S. 363) fälschlich zu *B. gracillima* Thomson gestellt worden (vgl. auch AUBERT 1970a, S. 278). ROMANs Material gehört allerdings zu keiner der beiden Arten, sondern zu *linearis* Ashmead. FÖRSTER hat auf die hier beschriebene Art seine Gattung *Leptopygus* gegründet (nach Material aus seiner Sammlung).

Wangenfurche etwa halb so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Fühler etwa 24gliedrig; Gesicht und Stirn fein gekörnelt; Scheitel und Schläfen überwiegend glatt; Thorax fein gekörnelt, glänzend; Scutellum basal gerandet, auf der Scheibe glatt; Speculum glatt; Mesosternum fast glatt; Sternauli schwach S-förmig gebogen, über die ganze Breite der Mesopleuren reichend; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas; Nervellus sehr schräg nach außen gestellt; Femora III mäßig verdickt; beim Weibchen Meta-

tarsen III länger als die Tibien III; Area basalis lang und schmal, etwa eineinhalbmal so lang wie die Area postica, ihr Bereich gerunzelt; Mittelsegment sonst fein gekörnelt; Area postica teilweise quergerunzelt; Ende des Petiolus dorsal glatt.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Tegulae, Trochanteren, Trochantellen, Femora, Tibien und Tarsen gelbrot; Flügelbasis hellgelb; Pterostigma dunkelbraun; Femora III schwach verdunkelt; Clypeus, Schaftunterseite und Coxen I und II teilweise aufgehellt.

Kopf 69 breit; Thorax 137 lang, 48 breit; erstes Segment 74 lang; Postpetiolus 28 lang, 18 breit; zweites Segment 58 lang, 25 breit; Femora III 63 lang, 16 breit; Tibien III 53 lang; Metatarsen III 56 lang; Bohrerklappen 51 lang; Körper etwa 410 lang.

Verbreitung: Nord- bis Süddeutschland (HINZ, HORSTMANN, Berlin), Niederlande (VAN DER VECHT), Schlesien/Polen (GRAVENHORST), Schweiz (HAESELBARTH), Österreich (STROBL, Wien), Ungarn, Rumänien (Budapest), Norditalien (HAESELBARTH, TOWNES), Südfrankreich (Paris), Kaukasus (Leningrad).

Flugzeit: VII–X

c) *Barycnemis linearis* Ashmead ♀♂

*Barycnemis linearis* Ashmead, 1895, S. 238f.

Lektotypus (? Holotypus) bestimmt (♀): ,,Ottawa Can“, ,,Type“, ,,638“ (der Kopf und einige Teile der Tarsen fehlen) (Washington).

Zu dieser Art gehört das Material, das von ROMAN (1909, S. 363) als *Barycnemis gracillimus* Thomson forma *erythrura* Strobl bezeichnet worden ist.

Wangenfurche etwas länger als die Breite der Mandibelbasis (Abb. 104); Fühler 22-gliedrig (Abb. 113), recht schlank; Gesicht und Stirn sehr fein gekörnelt; Scheitel und Schläfen glatt; Thorax sehr fein gekörnelt; Seiten des Mesoscutums, Scheibe der Mesopleuren und Mesosternum glatt; Scutellum nur ganz basal gerandet; Sternauli ein wenig S-förmig gebogen; Metapleuren fein runzlig gekörnelt; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas; Nervellus deutlich schräg nach außen gestellt; Beine mäßig schlank; Femora und Tibien III etwas verdickt; beim Weibchen Metatarsen III etwas länger als die Tibien; Area basalis sehr schmal, etwa eineinhalbmal so lang wie die Area postica, durch Runzeln undeutlich; Mittelsegment dorsolateral glatt; Area postica fein gerunzelt; Petiolus dorsal apikal mit Mittellängsfurche und fein gestreift.

Dunkelbraun; Mandibelmitte, Tegulae und Flügelbasis gelb; Palpen und Beine braungelb; Coxen III dunkelbraun; Pterostigma dunkelbraun.

Kopf 63 breit; Thorax 140 lang, etwa 48 breit; erstes Segment 77 lang; Postpetiolus 32 lang, 18 breit; zweites Segment 60 lang, 27 breit; Femora III 63 lang, 18 breit; Tibien III 52 lang; Metatarsen III 60 lang; Bohrerklappen 81 lang; Körper etwa 420 lang.

Verbreitung: Nordschweden (Stockholm), Nordamerika (Washington).

Flugzeit: VII–VIII.

d) *Barycnemis alpina* (Strobl) ♀♂

*Porizon anurus* Thomson forma *alpina* Strobl, 1901, S. 66.

Lektotypus bestimmt (♂): ,,...7/8 ...Transsylv: Strobl“ (teilweise unleserlich) (STROBL) (beide Fühlerspitzen fehlen).

? *Porizon harpurus* (Schrank) forma *alpina* Strobl, 1904, S. 97, praeocc., ? syn.

Lektotypus bestimmt (♂): ,,v. alp. ... Hochschwung ... 20/8 90. ♂.“ (STROBL) (Kopf und Abdomen fehlen).

Die Benennung dieser Art ist durchaus unsicher. *Porizon anurus* forma *alpina* Strobl, 1901, ist eine Mischart. Der Lektotypus gehört zwar nach allen erkennbaren Merkmalen zu der hier beschriebenen Art, seine Deutung ist aber wegen des Fundorts fraglich. Nach meiner Kenntnis kommt die Art nur in den Hochalpen und in Nordschweden vor; aus Ungarn oder Rumänien wurde mir kein Exemplar bekannt, obwohl ich von dort ein umfangreiches Tersilochinen-Material untersuchen konnte. Die auftretenden Fragen (Fundortverwechslung, Fehldeutung des Lektotypus, bisher unbekanntes Vorkommen der Art in Siebenbürgen?) müssen hier offen bleiben. Zu dieser Art gehört auch das von ROMAN (1909, S. 364) als *Leptopygus harpurus* (Schrank) forma *alpina* Strobl bezeichnete Material. Die Typen von *Porizon harpurus* forma *alpina* Strobl, 1904, sind zu stark zerstört, um eine sichere Determination zu gestatten.

Wangenfurche beim Weibchen etwas länger als, beim Männchen etwa so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Fühler 29–30gliedrig (Abb. 114); Kopf mit glattem Grund; Gesicht und Stirn fein und stellenweise dicht punktiert; Scheitel und Schläfen fein und sehr zerstreut punktiert; Pronotum lateral fein und sehr dicht punktiert auf glattem Grund, in der Furche gestreift; Mesoscutum fein und sehr dicht punktiert auf fein gekörneltem Grund, zentral gerunzelt; Scutellum bis über die Mitte gerandet, sehr fein und dicht punktiert auf glattem Grund; Speculum glatt; Scheibe der Mesopleuren deutlich dicht punktiert auf glattem Grund, Punkte etwa so breit wie die Zwischenräume; Sternauli deutlich etwas gebogen; Mesosternum fein zerstreut punktiert auf glattem Grund; Metapleuren sehr dicht runzlig punktiert; Radius etwa eineinhalbmal so lang wie die Breite des Pterostigmas; Nervellus etwa vertikal; Beine schlank; Metatarsen III kürzer als die Tibien; Area basalis wenig kürzer als die Area postica, durch Längsrunzeln oft undeutlich; Mittelsegment dorsolateral dicht runzlig punktiert, lateral zerstreut punktiert auf glattem Grund; Petiolus dorsal apikal und Postpetiolus dorsal mit schwacher Mittellängsfurche.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeus, Tegulae und Flügelbasis dunkelbraun bis schwarz; Clypeusspitze gelegentlich aufgehellt; Pterostigma schwarzbraun; Femora I überwiegend, II und III an der Spitze und die Tibien trüb gelbrot; zweites Tergit rotbraun, an der Basis verdunkelt.

Kopf 112 breit; Thorax 241 lang, 94 breit; erstes Segment 126 lang; Postpetiolus 51 lang, 33 breit; zweites Segment 127 lang, 41 breit; Femora III 123 lang, 29 breit; Tibien III 121 lang; Metatarsen III 76 lang; Bohrerklappen 142 lang; Körper etwa 720 lang.

Verbreitung: Nordschweden (Stockholm), Österreich (HAESELBARTH), Schweiz (HAESELBARTH, HINZ), Norditalien (HAESELBARTH, Berlin), ? Siebenbürgen (STROBL, vgl. oben); in den Alpen nur in oder oberhalb der Baumgrenze.

Flugzeit: VII–VIII.

### e) *Barycnemis harpura* (Schrank) ♀♂

*Ichneumon harpurus* Schrank, 1802, S. 294.

Typen verschollen, Deutung nach GRAVENHORST (1829, S. 758 ff.).

*Porizon harpurus* (Schrank) forma *alpina* Strobl, 1904, gehört wahrscheinlich zu *alpina* (vgl. dort). Nach TOWNES (1971, S. 40) ist die nordamerikanische Art *Cremastus angularis* Provancher ein Synonym von *harpura*.

Wangenfurche beim Weibchen wenig, beim Männchen deutlich kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 30gliedrig (Abb. 115); Gesicht und Stirn fein und dicht punktiert auf sehr fein gekörneltem Grund; Scheitel und Schläfen sehr fein und sehr zerstreut

punktiert auf glattem Grund; Mesoscutum sehr fein punktiert auf matt gekörneltem Grund; Scutellum bis fast zum Ende gerandet; Mesopleuren und Mesosternum deutlich zerstreut punktiert auf glattem Grund; Metapleuren sehr dicht und fein runzlig punktiert; Radiusanhang eineinhalbmal so lang wie die Breite des Pterostigmas; Nervellus etwa vertikal; Beine schlank; Area basalis knapp so lang wie die Area postica, oft durch Runzeln undeutlich (beim Männchen in der Regel deutlich begrenzt); Mittelsegment dorsal dicht runzlig punktiert oder gerunzelt, im Bereich der Area postica oft quer, lateral zerstreut punktiert auf zart gekörneltem Grund; erstes Segment dorsal in der Regel rundlich.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Fühlerbasis (unterschiedlich ausgedehnt), Tegulae, Flügelbasis und Beine rotgelb; Coxen und Femora unterschiedlich verdunkelt; Pterostigma schwarzbraun; Flügel etwas getrübt; Abdomen hinter dem ersten Segment dunkelbraun oder unterschiedlich stark aufgehellt; Färbung insgesamt sehr variabel.

Kopf 112 breit; Thorax 216 lang, 85 breit; erstes Segment 112 lang; Postpetiolus 48 lang, 34 breit; zweites Segment 91 lang, 53 breit; Femora III 108 lang, 33 breit; Tibien III 104 lang; Metatarsen III 70 lang; Bohrerklappen 100 lang; Körper etwa 630 lang.

Verbreitung: Nord- bis Südschweden (Hinz, Stockholm), Südnorwegen (Kopenhagen), Finnland (Jussila), Dänemark (Kopenhagen), Irland, Schottland (Washington), England (Thirion), Nord- bis Süddeutschland (Haeselbarth, Hinz, Horstmann, Oehlke, Berlin, Budapest, Kopenhagen, München), Niederlande (van der Vecht, Zwakhals), Belgien (Thirion), Nord- bis Südfrankreich (Thirion, Berlin, Paris), Nordspanien (Hinz), Polen (Hinz, Sawoniewicz), Nord-, Zentral- und Südrußland (Viktorov, Budapest, Leningrad, Paris, Prag), Sibirien (Budapest), Böhmen, Mähren, Slowakei (Šedivý, Prag), Österreich (Haeselbarth, Horstmann, Šedivý, Berlin, München, Wien), Ungarn, Rumänien (Budapest), Schweiz (Haeselbarth, Paris), Norditalien (Haeselbarth, Berlin, München, Paris, Wien), Nord- bis Südjugoslawien (Horstmann, Šedivý, Berlin, München), Bulgarien (Hinz, Berlin, Leningrad), Türkei (Hinz), Nordamerika (nach Townes 1971, S. 39); dies ist die häufigste und verbreitetste im Hochsommer und Herbst fliegende europäische Tersilochinen-Art.

Flugzeit: VI–X.

### Artengruppe *bellator* (Müller)

Diese Artengruppe enthält sechs europäische Arten. Sie sind vor allem durch die langen, schmalen und geraden Sternauli der Weibchen gekennzeichnet, dazu durch das verlängerte Mittelsegment. Bei der Mehrzahl der Arten sind beim Weibchen die Femora und Tibien der Hinterbeine auffällig gedrungen, die Tarsen dagegen auffällig schlank. Die Männchen sind weit weniger charakteristisch, da bei ihnen die Sternauli häufig etwas breiter und etwas gebogen sind. Die Hinterbeine der Männchen sind stets relativ schlank, die Metatarsen III kürzer als die Tibien. Für die Artengruppe steht als Name *Barycnemis* Förster s. str. (syn. *Zasternaulax* Viereck) zur Verfügung; allerdings bildet gerade die Typusart dieser Gattung, *claviventris* (Gravenhorst), in manchen Merkmalen (Form der Hinterbeine, Form des Bohrers) einen Übergang zu der Artengruppe *gravipes* (Gravenhorst).

Schläfen deutlich, meist stark verengt (Abb. 109); oberer Mandibelzahn meist deutlich länger als der untere; Clypeus groß, flach, glatt, oft sehr zerstreut punktiert; Gesicht kurz, oft deutlich kürzer als der Clypeus; Gesicht etwa so breit wie die Stirn; Fühler oft weit unterhalb der Mitte des Kopfes ansetzend, fadenförmig, schlank, vorletzte Glieder so lang wie oder wenig länger als breit; Hypostomalraum glänzend und glatt; Speculum und Scheibe der Mesopleuren sowie Mesosternum weitgehend glatt, an den Rändern fein

punktiert; Sternauli über die ganze Breite der Mesopleuren reichend, beim Weibchen schmal und gerade, beim Männchen oft etwas breiter und etwas gebogen; vordere Mesosternalquerleiste in der Mitte nicht eingebuchtet; Scutellum nur basal gerandet; Hinterbeine beim Weibchen sehr gedrungen; Femora und Tibien kurz und dick (Ausnahme *blediator);* Tarsen schlank; Metatarsen III in der Regel beim Weibchen länger als die Tibien (Ausnahme *claviventris);* Tibien III außen in der Regel kräftig beborstet; Tibiensporne III am Ende deutlich gebogen (Ausnahme *blediator*); Mittelsegment verlängert; Area basalis mindestens so lang wie die Area postica, in der Anlage ausgebildet, aber Seitenbegrenzung oft verloschen oder in Runzeln aufgelöst; Area postica beim Männchen oft mit der Andeutung eines Mittellängskiels; erstes Segment und Bohrer sehr unterschiedlich; zweites Tergit lateral basal fein punktiert.

Tabelle der Weibchen

1. Area basalis mehr als zweimal so lang wie die Area postica . . . . . . . . . . . –2
– Area basalis weniger als zweimal so lang wie die Area postica . . . . . . . . . –3
2. Bohrer depreß.
*gracillima* Thomson
– Bohrer kompreß
spec. 1
3. Petiolus schlank; Glymmen klein; Seitenfelder vor ihnen fein und dicht gestreift; Femora III nicht besonders verdickt, etwa so lang wie die Tibien.
*blediator* (Aubert)
– Petiolus gedrungen; Glymmen groß; Seitenfelder davor weitgehend glatt; Femora III stark verdickt, deutlich länger als die Tibien III . . . . . . . . . . –4
4. Metatarsen III kürzer als die Tibien; Bohrer sehr kurz und dick (Abb. 128), die Abdomenspitze nicht überragend.
*claviventris* (Gravenhorst)
– Metatarsen mindestens so lang wie die Tibien; Bohrer die Abdomenspitze deutlich überragend . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –5
5. Stirn auf glattem (selten stellenweise sehr fein gekörneltem) Grund fein punktiert; Mesoscutum auf glattem oder fein gekörneltem Grund deutlich punktiert; Bohrer bis fast zur Spitze breit, dann rundlich zugespitzt (Abb. 129).
*bellator* (Müller)
– Stirn und Mesoscutum deutlich fein gekörnelt, dazu kaum sichtbar punktiert; Bohrer zum Ende schlank zugespitzt (Abb. 130).
*confusa* spec. nov.

Tabelle der Männchen (soweit bekannt)

1. Schläfen und Mesopleuren fein gekörnelt.
*confusa* spec. nov.

– Schläfen und/oder Mesopleuren zumindest stellenweise mit glattem Grund. –2

2. Seitenfelder des Mittelsegments rauh gerunzelt, matt.
*bellator* (Müller)

– Seitenfelder überwiegend fein gekörnelt oder glatt, deutlich glänzend . . . . –3

3. Area basalis etwa eineinhalbmal so lang wie die Area postica.
*gracillima* Thomson

– Area basalis nur wenig länger als die Area postica.
*blediator* (Aubert)

f) *Barycnemis gracillima* Thomson ♀♂

*Barycnemis gracillimus* Thomson, 1889, S. 1365.
Lektotypus Aubert det. (♀): „Lund" (Thomson) (AUBERT 1966, S. 131).
Auf diese Art hat FÖRSTER seine Gattung *Barycnemis* gegründet (nach Material aus seiner Sammlung).

Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 106); Wangenfurche knapp halb so lang wie die Breite der Mandibelbasis; oberer Mandibelzahn wenig länger als der untere; Clypeus basal zerstreut grob punktiert; Fühler 23gliedrig (Abb. 116), vorletzte Glieder etwas länger als breit; Stirn beim Weibchen etwas länger als Clypeus und Gesicht gemeinsam; Abstand zwischen den hinteren Ocellen deutlich kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Gesicht und Stirn fein gekörnelt, Scheitel sehr fein zerstreut punktiert, Schläfen glatt; Pronotum lateral fein gekörnelt; Mesoscutum fein gekörnelt und sehr fein punktiert, stellenweise glänzend; Metapleuren fein runzlig gekörnelt; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv fast punktförmig; Diskoidalwinkel spitz; Nervellus schräg nach außen gestellt; Bereich der Area basalis durch Längskiele oder -runzeln angedeutet, beim Weibchen mehr als zweimal, beim Männchen etwa eineinhalbmal so lang wie die Area postica; Mittelsegment dorsolateral fein gekörnelt, lateral fein punktiert auf glattem Grund; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Area postica mit einigen Längsrunzeln; erstes Segment dorsal glatt; Petiolus mit flacher Mittellängsfurche, lateral apikal mit relativ großen Glymmen, davor glatt; Thyridien etwa dreimal so lang wie breit; Bohrer schlank, etwas depreß (Abb. 126).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Tegulae und Beine gelbrot; Coxen und Trochanteren dunkel; Femora II und III etwas dunkel überlaufen; Clypeusspitze und Schaftunterseite dunkelbraun; Pterostigma braun; Abdomen etwas rotbraun überlaufen.

Kopf 49 breit; Thorax 119 lang, 38 breit; erstes Segment 51 lang; Postpetiolus 25 lang, 14 breit; zweites Segment 39 lang, 22 breit; Femora III 51 lang, 22 breit; Tibien III 34 lang; Metatarsen III 43 lang; Bohrerklappen 32 lang; Körper etwa 340 lang.

Verbreitung: Südschweden (THOMSON), Norddeutschland (HINZ), Polen (SAWONIEWICZ), Zentral- und Südrußland (VIKTOROV, Budapest, Paris, Prag), Böhmen (TOWNES), Slowakei (Prag), Belgien (Berlin), Österreich (HORSTMANN, TOWNES, Wien), Ungarn, Rumänien (Budapest), Herzegowina (Berlin).

Flugzeit: (V), VII–X.

g) *Barycnemis* spec. 1♀

Ein Weibchen aus Thüringen (Berlin) unterscheidet sich von *gracillima* durch das in der Tabelle angegebene Merkmal.

h) *Barycnemis blediator* (Aubert) ♀♂

*Leptopygus blediator* Aubert, 1970b, S. 72f.
Deutung nach Paratypen in meiner Sammlung.
Diese Art wurde bisher von mir als *Leptopygus* spec. 1 bezeichnet (HORSTMANN 1970a, b, c).

Schläfen deutlich verengt (Abb. 107); Wangenfurche knapp so lang wie die Breite der Mandibelbasis; oberer Mandibelzahn wenig länger als der untere; Clypeus glatt; Fühler etwa in der Mitte des Kopfes ansetzend, 23gliedrig (Abb. 117), vorletzte Glieder wenig länger als breit; Stirn deutlich kürzer als Gesicht und Clypeus gemeinsam; Abstand zwischen den hinteren Ocellen etwa so lang wie ihr Abstand zu den Facettenaugen; Gesicht und Stirn fein gekörnelt; Scheitel sehr fein strukturiert; Schläfen glatt; Seiten des Pronotum und Mesoscutum fein gekörnelt; Scheibe der Mesopleuren sehr fein und sehr zerstreut punktiert; Metapleuren runzlig gekörnelt; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv etwa so lang wie der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv; Diskoidalwinkel ein Rechter; Nervellus etwas schräg nach außen gestellt; Beine relativ schlank, insbesondere die Femora III; beim Weibchen Metatarsen III etwa so lang wie die Tibien, beim Männchen deutlich kürzer; Tibiensporne III nicht auffällig gekrümmt; Area basalis durch zwei Längsrunzeln begrenzt, im Inneren quergerunzelt, beim Weibchen etwa eineinhalbmal so lang wie die Area postica, beim Männchen nur wenig länger als diese; Mittelsegment dorsolateral neben der Körnelung fein gerunzelt, lateral sehr fein gekörnelt; Area postica neben der Körnelung fein gerunzelt; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Petiolus schlank, dorsal apikal und lateral vollständig fein längsgestreift; Glymmen ganz apikal, klein; Postpetiolus dorsal längsgerunzelt, apikal glatt; Thyridien etwa eineinhalbmal so lang wie breit; Bohrer schlank, nicht stark gebogen, dorsal vor der Spitze schwach ausgerandet (Abb. 127).

Schwarz; Palpen und Mandibeln gelb; Clypeusspitze, Tegulae, Trochanteren und Trochantellen braun; Femora basal unterschiedlich stark verdunkelt; Femora, Tibien und Tarsen sonst gelbrot; Pterostigma dunkelbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment dunkelbraun bis schwarz.

Kopf 62 breit; Thorax 123 lang, 52 breit; erstes Segment 60 lang; Postpetiolus 33 lang, 17 breit; zweites Segment 43 lang, 27 breit; Femora III 58 lang, 18 breit; Tibien III 56 lang; Metatarsen III 52 lang; Bohrerklappen 60 lang; Körper etwa 320 lang.

Wirt: *Bledius* spec. (Staphylinidae) (AUBERT 1970b, S. 72)

Verbreitung: Norddeutschland (HORSTMANN), Niederlande (HENDRIKSE), Nordfrankreich (AUBERT).

Flugzeit: VI und VIII (nach Fallenfängen zwei Generationen).

Biologie: Die Art ist an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins eine Charakterart des Rotschwingelrasens der Vorland-Salzwiesen (HORSTMANN 1970a, S. 57; 1970b, S. 305). Auch das Material AUBERTS und HENDRIKSES stammt von der Küste; aus dem Binnenland ist die Art dagegen bisher nicht bekannt geworden.

i) *Barycnemis claviventris* (Gravenhorst) ♀

*Porizon claviventris* Gravenhorst, 1829, S. 755f.
Lektotypus TOWNES det. (♀): ohne Fundortangaben (GRAVENHORST) (TOWNES 1971, S. 40).
*Barycnemis anurus* Thomson, 1889, S. 1365 (TOWNES 1971, S. 40).
Lektotypus bestimmt (♀): „Ö“ (= Öland) (THOMSON).

Mit dem Namen *claviventris* (Gravenhorst) sind drei verschiedene *Barycnemis*-Arten bezeichnet worden. Von den drei von GRAVENHORST erwähnten Typen der Art sind noch zwei vorhanden, die zu *anurus* Thomson und *laeviceps* Thomson gehören. Das erstgenannte Exemplar ist von TOWNES als Lektotypus festgelegt worden, weil es mit GRAVENHORSTs Beschreibung besser übereinstimmt. In Coll. Holmgren steckt unter dem Namen *claviventris* Material von *laeviceps* Thomson und *confusa* spec. nov. Erst THOMSON (1889, S. 1364 f) hat diese beiden Arten getrennt und den Namen *claviventris* auf die hier als *confusa* neu beschriebene Art bezogen; dieser Auffassung sind SCHMIEDEKNECHT (1910, S. 2068) und andere mitteleuropäische Autoren gefolgt. ROMAN (1928, S. 22) dagegen hat Material von *laeviceps* Thomson aus Island und Grönland als *claviventris* benannt, und TOWNES (1945, S. 705) hat daraufhin die nordamerikanische Art *slossonae* Cushman, die mit der isländischen Art identisch ist, mit *claviventris* synonymisiert. Auf Grund der Feststellung, daß der Lektotypus von *claviventris* (Gravenhorst) von *claviventris* sensu ROMAN et TOWNES verschieden ist, hat TOWNES (1971, S. 40) schließlich, um *claviventris* sensu THOMSON einen neuen Namen zu geben, aber ohne Kenntnis der Identität dieser Art, *slossonae* Cushman (recte = *laeviceps* Thomson) mit der bisher verschollenen Art *Ichneumon bellator* Müller synonymisiert. Es ergeben sich daraus folgende Umbenennungen:

*Barycnemis claviventris* (Gravenhorst) syn. *anurus* Thomson
*Barycnemis claviventris* sensu Thomson = *confusa* spec. nov.
*Barycnemis claviventris* sensu ROMAN (1928) et TOWNES (1945) syn. *laeviceps* Thomson, syn. *slossonae* Cushman = *bellator* (Müller)

Schläfen kurz und sehr stark verengt (Abb. 108); Wangenfurche knapp so lang wie die Breite der Mandibelbasis; oberer Mandibelzahn deutlich länger als der untere; Clypeus fein und sehr zerstreut punktiert; Fühler wenig unterhalb der Mitte des Kopfes ansetzend, etwa 30gliedrig (Abb. 118), vorletzte Glieder etwa so lang wie breit; Abstand zwischen den hinteren Ocellen etwas kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Gesicht und Stirn auf glattem Grund fein punktiert; Scheitel und Schläfen fast glatt, sehr fein zerstreut punktiert; Pronotum lateral auf glattem Grund sehr dicht und fein punktiert; Mesoscutum in der Mitte auf glattem Grund dicht und fein, lateral zerflossen fein zerstreut punktiert, glänzend; Mesopleuren auf der Scheibe fein und sehr zerstreut punktiert; Metapleuren dicht runzlich punktiert; Radiusanhang deutlich länger als die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv fast punktförmig; Diskoidalwinkel wenig spitz; Nervellus wenig schräg; Metatarsen III etwas kürzer als die Tibien; Area basalis etwa so lang wie die Area postica, durch Runzeln angedeutet; Mittelsegment dorsolateral dicht runzlig punktiert, lateral zerstreut punktiert auf glattem Grund; Area postica sehr dicht punktiert; Stigmen von der Seitenleiste um knapp einen Durchmesser entfernt; Petiolus sehr gedrungen, dorsal fein zerflossen gestreift, lateral mit großen Glymmen, davor etwas gestreift; Postpetiolus rundlich, sehr zerstreut fein punktiert auf glattem Grund; Thyridien gut zweimal so lang wie breit; Bohrer kräftig, etwas kompreß, stark gekrümmt, ventral vor der Spitze etwas gezähnt (Abb. 128), in der Ruhe die Abdomenspitze nicht überragend.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Tegulae und Beine gelbrot; Coxen I und II bräunlich, III schwarz; Clypeusspitze dunkelbraun; Pterostigma schwarzbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment gelbrot; zweites Tergit basal und die letzten Tergite dorsal dunkel gefleckt (bei dunklen Exemplaren Tegulae, Trochanteren und Abdomen dunkel).

Kopf 94 breit; Thorax 221 lang, 79 breit; erstes Segment 86 lang; Postpetiolus 43 lang, 36 breit; zweites Segment 58 lang, 62 breit; Femora III 69 lang, 25 breit; Tibien III 65 lang; Metatarsen III 52 lang; Bohrerklappen etwa 32 lang; Körper etwa 550 lang.

Verbreitung: Südschweden (THOMSON, Stockholm), Niederlande (ZWAKHALS), Polen (SAWONIEWICZ), Deutschland (Berlin), Böhmen (Berlin).
Flugzeit: VI–IX.

j) *Barycnemis bellator* (Müller) ♀♂

*Ichneumon bellator* Müller, 1776, S. 158.
Typen verschollen, Deutung nach TOWNES (1971, S. 40).
*Barycnemis laeviceps* Thomson, 1889, S. 1365, syn. nov.
Lektotypus bestimmt (♀): ,,Bs" (= Bögestad/Scåne) (THOMSON) (AUBERT 1968, S. 196).
*Barycnemis slossonae* Cushman, 1922, S. 8f. (TOWNES 1971, S. 40).
Deutung nach Material aus Coll. Townes (aus Nordamerika).
Diese Art ist von ROMAN ursprünglich (1909, S. 363; 1916, S. 12) als *laeviceps*, später (1928, S. 22) als *claviventris* bezeichnet worden (vgl. auch bei *claviventris*).

Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 109); Wangenfurche etwas kürzer als die Breite der Mandibelbasis; oberer Mandibelzahn deutlich länger als der untere; Clypeus sehr zerstreut fein punktiert; Fühler deutlich unterhalb der Mitte des Kopfes ansetzend, 25gliedrig (Abb. 119), vorletzte Glieder wenig länger als breit; Stirn beim Weibchen etwa so lang wie Clypeus und Gesicht gemeinsam, beim Männchen deutlich kürzer; Abstand zwischen den hinteren Ocellen wenig kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Gesicht fein zerstreut punktiert auf fein gekörneltem Grund; Stirn und Scheitel fein zerstreut punktiert auf glattem Grund (selten stellenweise sehr fein gekörnelt); Schläfen fast ganz glatt; Seiten des Pronotums dicht und fein punktiert auf glattem Grund; Mesoscutum fein punktiert auf zart gekörneltem Grund; Metapleuren zerflossen runzlig punktiert; Radiusanhang etwa so lang wie das Pterostigma; Areolarquernerv sehr kurz; Diskoidalwinkel ein Rechter; Nervellus wenig schräg; Area basalis als schmale Längsfurche, durch Runzeln undeutlich, beim Weibchen mehr als eineinhalbmal so lang wie die Area postica, beim Männchen wenig länger als diese; Mittelsegment beim Weibchen dorsal neben der Area basalis fast glatt, sonst grob runzlig punktiert, lateral fast glatt, beim Männchen rauh gerunzelt, matt; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Area postica dicht runzlig punktiert; Petiolus dorsal flach, fast glatt, lateral mit großen Glymmen, davor beim Weibchen weitgehend glatt, beim Männchen fein gestreift, Postpetiolus rundlich, mit flacher Mittellängsfurche, etwas längsrissig; Thyridien knapp dreimal so lang wie breit; Bohrer kompreß, deutlich vorstehend, an der Spitze etwas stärker gekrümmt als an der Basis, dorsal vor der Spitze sehr flach ausgerandet (Abb. 129).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Tegulae und Beine gelb; Coxen II basal, III ganz dunkel; Clypeusspitze und Schaft dunkelbraun; Pterostigma dunkelbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment braun überlaufen; häutige Endränder der letzten Tergite gelb (dunkle Exemplare mit teilweise verdunkelten Trochanteren und Femora).

Kopf 71 breit; Thorax 159 lang, 63 breit; erstes Segment 67 lang; Postpetiolus 30 lang, 20 breit; zweites Segment 49 lang, 39 breit; Femora III 67 lang, 26 breit; Tibien III 47 lang; Metatarsen III 52 lang; Bohrerklappen 62 lang; Körper etwa 450 lang.

Verbreitung: USA (TOWNES), Grönland (Kopenhagen), Island (ŠEDIVÝ, TOWNES, Kopenhagen), Nord- bis Südschweden (HINZ, HOLMGREN, THOMSON), Norwegen (Berlin), Nordfinnland, (JUSSILA), Nordrußland, Kaukasus (Leningrad), Niederlande (ZWAKHALS), Mitteldeutschland (Berlin), Polen (SAWONIEWICZ), Böhmen, Mähren (Prag), Österreich (HINZ, HORSTMANN, Wien), Südtirol (HAESELBARTH).
Flugzeit: V–VIII.

k) *Barycnemis confusa* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „Sondbg. 28.6.90" (= Sonderburg) (Kopenhagen).

Paratypen: 1♀ „Rye Schiödte", 1♀ „♀ 8/1842 Bornholm SCHIÖDTE", 6♀♀ „Danmark ex coll. Schiødte (Kopenhagen, 1♀ HORSTMANN), 2♀♀ „Deutschland Erichson", 1♀ „Hangelsberg b. Fürstenwalde 18.8.27 M. Ude S.", 1♀ „Umgebung v. Berlin 2.8.1971 Zwick", 1♀ „Mecklenburg Fr. W. Konow p. Rostock 29.6.91" (alle Berlin), 1♀ „München, Forstenried. Park 10.8.1958 leg. Haeselbarth" (HAESELBARTH), 1♀, 3♂♂ „Ágesegyháza 1957-V-21.", „leg. Mihályl & Zsirkó" (Budapest, 1♂ HORSTMANN).

Diese Art ist mit *claviventris* sensu THOMSON et auct. identisch (vgl. auch bei *claviventris* und *bellator)*.

♀: Schläfen kurz und stark verengt (Abb. 110); Wangenfurche knapp so lang wie die Breite der Mandibelbasis; oberer Mandibelzahn deutlich länger als der untere; Clypeus basal sehr weitläufig punktiert; Fühler deutlich unterhalb der Mitte des Kopfes ansetzend, etwa 27gliedrig (Abb. 120), vorletzte Glieder etwas länger als breit; Stirn etwa so lang wie Gesicht und Clypeus zusammen; Abstand zwischen den hinteren Ocellen etwas kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Gesicht, Stirn und Scheitel fein gekörnelt, glänzend, dazu selten kaum sichtbar punktiert; Schläfen fast ganz oder ganz glatt; Pronotum lateral gekörnelt und dicht und fein punktiert, in der Furche gerunzelt; Mesoscutum fein gekörnelt, kaum punktiert; Mesopleuren auf der Scheibe auf sehr fein gekörneltem Grund fein zerstreut punktiert; Metapleuren auf gekörneltem Grund fein punktiert; Radiusanhang wenig kürzer als das Pterostigma; Areolarquernerv kurz; Diskoidalwinkel etwas spitz; Nervellus deutlich schräg nach außen gestellt; Area basalis als schmale Furche, etwa eineinhalbmal so lang wie die Area postica; Mittelsegment fein gekörnelt, zerstreut punktiert; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Area postica neben der Körnelung dicht und fein punktiert; erstes Segment dorsal rundlich; Postpetiolus sehr fein gekörnelt und dazu zerstreut punktiert; Petiolus lateral mit mittelgroßen Glymmen, sonst glatt; Thyridien etwa dreimal so lang wie breit; Bohrer kompreß, Spitze schlank zugespitzt (Abb. 130).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Tegulae und Beine gelbrot; Coxen II und III in der Regel verdunkelt; Clypeusspitze und Schaftunterseite braun; Pterostigma braun; Abdomen hinter dem ersten Segment rotbraun überlaufen (unterschiedlich hell).

Kopf 71 breit; Thorax 169 lang, 57 breit; erstes Segment 62 lang; Postpetiolus 34 lang, 25 breit; zweites Segment 60 lang, 46 breit; Femora III 67 lang, 29 breit; Tibien III 47 lang; Metatarsen III 52 lang; Bohrerklappen 80 lang; Körper etwa 420 lang.

♂: Fühler wenig unterhalb der Mitte des Kopfes ansetzend, etwa 30gliedrig; Mittelsegment fein gerunzelt; Area basalis schmal ausgebildet oder undeutlich als Kiel; Area postica oft mit Mittellängskiel; Petiolus dorsal und lateral stellenweise fein gestreift; sonst wie ♀.

Verbreitung: Südschweden (HOLMGREN), Dänemark (Kopenhagen), Niederlande (ZWAKHALS), Nord- bis Süddeutschland (HAESELBARTH, Berlin, Kopenhagen), Polen (SAWONIEWICZ), Ungarn (Budapest).

Flugzeit: VI–VIII.

Artengruppe *gravipes* (Gravenhorst)

Diese Artengruppe enthält vier europäische Arten, die einander sehr ähnlich sind. Die Männchen sind oft nicht sicher zu unterscheiden. Charakteristisch ist der kräftige, stark gebogene und die Hinterleibsspitze kaum überragende Bohrer, außerdem der deutlich punktierte Kopf. Die Sternauli sind

fast gerade, aber im Unterschied zu den Verhältnissen bei der *claviventris*-Artengruppe ziemlich breit. Die Beine sind sehr kräftig, die Metatarsen III stets kürzer als die Tibien. Von den Arten der *harpura*-Artengruppe unterscheiden sich die hier besprochenen vor allem durch den gedrungenen Petiolus. Als Name für die Artengruppe käme *Cratophion* Thomson (syn. *Porizonidea* Viereck) in Frage.

Schläfen meist breit (Ausnahme *punctifrons)*, beim Weibchen stets stärker verengt als beim Männchen; oberer Mandibelzahn kaum länger als der untere (Ausnahme *punctifrons);* Clypeus basal deutlich zerstreut punktiert; Fühler etwa in der Mitte des Kopfes ansetzend, wenig zugespitzt; Gesicht beim Weibchen wenig breiter, beim Männchen wenig schmäler als die Stirn; Hypostomalraum fein gestreift (Ausnahme *punctifrons);* Gesicht, Stirn und Scheitel deutlich und dicht punktiert auf glattem Grund; Schläfen zerstreut punktiert auf glattem Grund (Ausnahme *punctifrons);* Pronotum lateral deutlich und sehr dicht punktiert auf glattem Grund; Mesoscutum median dicht, lateral zerstreut punktiert auf glattem Grund (Ausnahme *punctifrons)*, median oft gerunzelt; Schildchengrube längsgestreift; Scutellum beim Weibchen nur basal gerandet, beim Männchen bis über die Mitte, oft gerunzelt, zerstreut punktiert; Mesopleuren und Mesosternum auf glattem Grund zerstreut zerflossen punktiert; Sternauli fast gerade, ziemlich breit; vordere Mesosternalquerleiste in der Mitte nicht deutlich eingebuchtet; Metapleuren deutlich und dicht punktiert; Radiusanhang deutlich länger als die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv etwa so lang wie der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv; beim Weibchen Beine gedrungen; Femora III auffällig dick; beim Männchen Beine relativ schlank; bei beiden Geschlechtern Metatarsen III kürzer als die Tibien; Tibiensporne III am Ende deutlich gekrümmt; Mittelsegment mäßig verlängert; Area basalis beim Weibchen durch eine schmale Furche angedeutet oder ganz verloschen, beim Männchen deutlich begrenzt; Bereich der Area postica in der Regel dicht punktiert und gerunzelt, oft mit Mittellängskiel; Petiolus gedrungen, dorsal flach oder mit flacher Längsfurche, lateral mit großen Glymmen, davor stellenweise zerflossen gestreift; Postpetiolus flach gerundet; Thyridien etwa dreimal so lang wie breit; zweites Tergit beim Weibchen lateral basal zerstreut punktiert, beim Männchen lateral fast vollständig zerstreut punktiert; Bohrer etwas kompreß, sehr kräftig, auf der ganzen Länge stark gebogen, dorsal vor dem Ende sehr flach ausgerandet (Abb. 147).

## Tabelle der Arten

1. Körpergröße etwa 4 mm; Schläfen hinter den Augen deutlich verengt (Abb. 131); oberer Mandibelzahn weit länger als der untere; Stirn und Mesoscutum neben der deutlichen Punktierung meist sehr fein gekörnelt; Area basalis beim Weibchen länger als, beim Männchen etwa so lang wie die Area postica.

   *punctifrons* spec. nov. ♀♂

– Körpergröße etwa 8 mm; Schläfen unterschiedlich stark verengt; oberer Mandibelzahn wenig länger als der untere; Stirn und Mesoscutum mit glattem Grund; Area basalis in der Regel kürzer als die Area postica . . . . . . . . –2

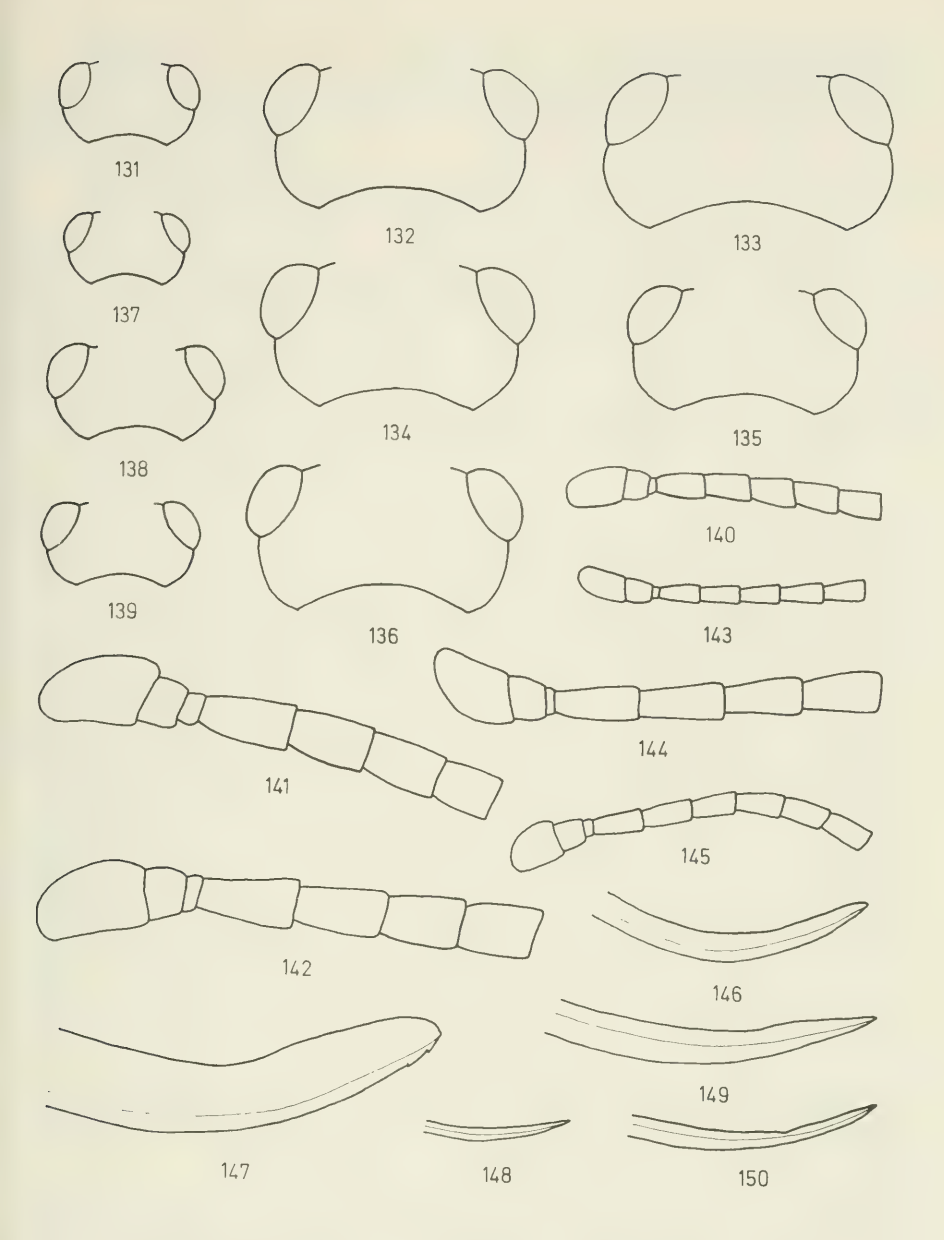



Abb. 131–150: Gattung *Barycnemis*. 131: *punctifrons* ♀, Schläfenform; 132: *gravipes* ♀, Schläfenform; 133: *gravipes* ♂, Schläfenform; 134: *angustipennis* ♀, Schläfenform; 135: *angustipennis* ♂, Schläfenform; 136: *guttulator* ♀, Schläfenform; 137: *agilis* ♀, Schläfenform; 138: *filicornis* ♀, Schläfenform; 139: *probloides* ♀, Schläfenform; 140: *punctifrons* ♀, Fühlerbasis; 141: *gravipes* ♀, Fühlerbasis; 142: *guttulator* ♀, Fühlerbasis; 143: *agilis* ♀, Fühlerbasis; 144: *filicornis* ♀, Fühlerbasis; 145: *probloides* ♀, Fühlerbasis; 146: *punctifrons* ♀, Bohrerspitze; 147: *gravipes* ♀, Bohrerspitze; 148: *agilis* ♀, Bohrerspitze; 149: *filicornis* ♀, Bohrerspitze; 150: *probloides* ♀, Bohrerspitze.

2. Schläfen hinter den Augen beim Weibchen am Ansatz kaum verengt (Abb. 132); beim Männchen meist etwas erweitert (Abb. 133); Postpetiolus zumindest überwiegend längsrissig.

*gravipes* (Gravenhorst) ♀♂

– Schläfen hinter den Augen bei beiden Geschlechtern vom Ansatz an zumindest wenig verengt (Abb. 134–136); Postpetiolus nicht oder nur stellenweise punktrissig . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . –3

3. Bereich der Area basalis beim Weibchen überwiegend glatt, beim Männchen gerunzelt; Postpetiolus meist stellenweise punktrissig; Bohrerklappen wenig kürzer als das erste Segment.

*angustipennis* (Holmgren) ♀♂

– Bereich der Area basalis gerunzelt; erstes Segment dorsal glatt; Bohrerklappen wenig länger als das erste Segment.

*guttulator* (Thunberg) ♀

l) *Barycnemis punctifrons* spec. nov. ♀♂

Holotypus (♀): „Schwarzes Moor, Rhön, an Dolden, 850 m, 18. 8. 73" (HORSTMANN).
Paratypen: 1♀, 3♂♂ wie vor (HORSTMANN), 1♀ „Sterzing Tirol 15. 8. 09 Krieger", 1♀ „Harz", 2♀♀ „Gottleuba 7. 8. 94", bzw. „...2. 8. 94" (in Sachsen) (alle Berlin), 1♀ „Sonderburg 6. 9. 02" (Kopenhagen).

♀: Schläfen stark verengt (Abb. 131); oberer Mandibelzahn deutlich länger als der untere; Wangenfurche etwas kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 29gliedrig (Abb. 140), etwa fadenförmig, vorletzte Glieder etwa so lang wie breit; Abstand zwischen den hinteren Ocellen wenig kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Hypostomalraum glatt; Stirn und Mesoscutum in der Regel neben der dichten Punktierung sehr fein gekörnelt; Kopf sonst mit glattem Grund; Mesoscutum vor dem Scutellum nicht gerunzelt; Sternauli schwach S-förmig gebogen; Diskoidalwinkel etwa ein Rechter; Nervellus deutlich schräg nach außen gestellt; Area basalis als fein gerunzelte Längsfurche, etwa um ein Viertel länger als die Area postica; Mittelsegment dorsal neben der Area basalis glatt, sonst deutlich und dicht punktiert auf zuweilen fein gekörneltem Grund, lateral stellenweise glatt; Stigmen an der Seitenleiste liegend; Area postica dicht runzlig gekörnelt; erstes Segment dorsal fast glatt; Postpetiolus apikal etwas punktrissig.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Tegulae und Beine gelbrot; Coxen III überwiegend dunkelbraun; Clypeusspitze und Fühlerbasis (bis zum zweiten Glied) gelbbraun; Pterostigma dunkelbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment rotbraun überlaufen, das zweite Segment basal verdunkelt.

Kopf 74 breit; Thorax 156 lang, 57 breit; erstes Segment 60 lang; Postpetiolus 30 lang, 22 breit; zweites Segment 51 lang, 41 breit; Femora III 63 lang, 29 breit; Tibien III 52 lang; Metatarsen III 41 lang; Bohrerklappen 58 lang; Körper etwa 380 lang.

♂: Fühler etwa 33gliedrig, etwas zugespitzt, vorletzte Glieder deutlich länger als breit; Sternauli etwas breiter und stärker gebogen als beim Weibchen; Scutellum fast ganz gerandet; Beine schlank, auch Femora III nicht besonders dick; Area basalis durch zwei Längsrunzeln deutlich begrenzt, etwa so lang wie die Area postica; Mittelsegment dorsal stellenweise gerunzelt; erstes Segment dorsal fein gestreift und punktrissig; sonst wie ♀.

Verbreitung: Irland (Washington), Dänemark (Kopenhagen), Nord- bis Süddeutschland (HAESELBARTH, HORSTMANN, Berlin), Polen (SAWONIEWICZ), Ukraine, Zentralrußland (VIKTOROV), Österreich (Wien), Südtirol (Berlin), Slowakei, Ungarn, Rumänien (Budapest).

Flugzeit: VII–IX.

m) *Barycnemis gravipes* (Gravenhorst) ♀♂

*Porizon hostilis* Gravenhorst, 1829, S. 753f (TOWNES 1971, S. 39).
Lektotypus TOWNES det. (♂): ohne Angaben (GRAVENHORST).
*Porizon gravipes* Gravenhorst, 1829, S. 757.
Holotypus beschriftet (♀): ohne Angaben (nach der Beschreibung aus Breslau) (GRAVENHORST).

*Porizon hostilis* Gravenhorst ist von THOMSON (1889, S. 1361) fälschlich zu *exhaustor* Fabricius gestellt worden. Nach TOWNES (1971, S. 40) ist die nordamerikanische Art *Thersilochus errabundus* Provancher ebenfalls ein Synonym von *gravipes*.

Schläfen beim Weibchen am Ansatz wenig verengt (Abb. 132), beim Männchen wenig erweitert (Abb. 133); Wangenfurche beim Weibchen etwa so lang wie die Breite der Mandibelbasis, beim Männchen deutlich kürzer; Fühler beim Weibchen etwa 38gliedrig (Abb. 141), vorletzte Glieder knapp so lang wie breit, beim Männchen etwa 46gliedrig, deutlich zugespitzt, vorletzte Glieder deutlich länger als breit; Abstand zwischen den hinteren Ocellen etwas kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Mesoscutum vor dem Scutellum gerunzelt; Sternauli etwa gerade, breit, quergerunzelt; Diskoidalwinkel etwa ein Rechter; Nervellus etwa vertikal; Area basalis beim Weibchen als schmale deutliche Furche, beim Männchen deutlich durch Längsrunzeln begrenzt, bei beiden Geschlechtern deutlich kürzer als die Area postica; Mittelsegment beim Weibchen dorsal neben der Area basalis und lateral stellenweise glatt, sonst dicht und grob punktiert, beim Männchen sehr grob netzartig gerunzelt; Area postica sehr dicht runzlig punktiert, beim Männchen mit Mittellängskiel; Stigmen von der Seitenleiste etwa um einen halben Durchmesser entfernt (variabel); Petiolus dorsal mit flacher Längsfurche, weitgehend glatt; Postpetiolus fein längsrissig oder punktrissig.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeusspitze, Tegulae und Beine gelbbraun; Coxen meist verdunkelt; Pterostigma dunkelbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment rotbraun; Basis des zweiten Tergits und Abdomenspitze verdunkelt.

Kopf 149 breit; Thorax 317 lang, 119 breit; erstes Segment 144 lang; Postpetiolus 72 lang, 80 breit; zweites Segment 102 lang, 105 breit; Femora III 160 lang, 53 breit; Tibien III 155 lang; Metatarsen III 97 lang; Bohrerklappen etwa 95 lang; Körper etwa 850 lang.

Verbreitung: Irland (Washington), Mittelschweden (Budapest), Dänemark (Kopenhagen), Nord- bis Süddeutschland (HINZ, Berlin, Budapest, Kopenhagen, München), Polen/Schlesien (GRAVENHORST, Kopenhagen), West- und Zentralrußland (VIKTOROV, Leningrad), Böhmen, Mähren (München, Prag), Österreich (München), Ungarn (Budapest), Norditalien (München), Nordamerika (nach TOWNES 1971, S. 39).

Flugzeit: V–X.

n) *Barycnemis angustipennis* (Holmgren) ♀♂

*Porizon angustipennis* Holmgren, 1860, S. 133.
Lektotypus bestimmt (♀) „Dlc" ( Dalecarlia), „Bhn" (HOLMGREN).

ROMAN (1912, S. 259) hat diese Art fälschlich zu *B. guttulator* gestellt. Die Männchen sind von *gravipes* nicht immer zu unterscheiden, da die Form der Schläfen bei beiden Arten variiert.

Schläfen beim Weibchen deutlich (Abb. 134), beim Männchen wenig verengt (Abb. 135); Wangenfurche beim Weibchen etwa so lang wie die Breite der Mandibelbasis, beim Männchen deutlich kürzer; Fühler etwa 38gliedrig, vorletzte Glieder wenig länger als breit, beim Männchen deutlich zugespitzt; Abstand zwischen den hinteren Ocellen etwa so lang wie ihr Abstand zu den Facettenaugen; Mesoscutum vor dem Scutellum gerunzelt; Sternauli beim Weibchen fast gerade, beim Männchen stärker gekrümmt; Diskoidalwinkel etwa ein Rechter; Nervellus etwas schräg nach innen gestellt, beim Weibchen Bereich der Area basalis fast ganz glatt, höchstens eine undeutliche Punktreihe ausgebildet, deutlich kürzer als die Area postica; Mittelsegment sublateral dicht und deutlich punktiert auf glattem Grund, lateral stellenweise glatt; Area postica sehr dicht und grob punktiert, mit kurzem Mittellängskiel, beim Männchen Mittelsegment fast ganz gerunzelt; im Bereich der Area basalis Längsrunzeln; Area postica mit Mittellängskiel; Stigmen von der Seitenleiste etwa um einen Durchmesser entfernt; Petiolus dorsal beim Weibchen mit flacher Längsfurche, beim Männchen flach, glatt; Postpetiolus glatt oder stellenweise fein punktrissig.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeusspitze, Tegulae und Beine gelbbraun; Coxen verdunkelt; Pterostigma schwarzbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment rotbraun; zweites Tergit basal und Abdomenspitze verdunkelt (beim Männchen oft auch Trochanteren und Rücken des Abdomens dunkel).

Kopf 138 breit; Thorax 302 lang, 97 breit; erstes Segment 124 lang; Postpetiolus 58 lang, 63 breit; zweites Segment 99 lang, 135 breit; Femora III 146 lang, 44 breit; Tibien III 135 lang; Metatarsen III 80 lang; Bohrerklappen 113 lang; Körper etwa 800 lang.

Wirt: *Byrrhus* spec. (Byrrhidae) (HEDQVIST).

Verbreitung: Schottland, Irland (Washington), Nord- und Mittelschweden (HOLMGREN, Stockholm), Finnland (JUSSILA), Nord- bis Süddeutschland (HAESELBARTH, HINZ, HORSTMANN, OEHLKE, Berlin, Kopenhagen), Niederlande (ZWAKHALS), Weißrußland (Berlin), Kaukasus (Leningrad), Mähren (Prag), Niederösterreich (Wien), Ungarn (Budapest), Schweiz (HAESELBARTH), Norditalien (München).

Flugzeit: V–X.

Forma *brachycera:* Bei der Nominalform sind die Flügel 1,7–1,8mal so lang wie der Thorax. Dagegen finden sich sowohl in der Typenserie HOLMGRENS als auch in den Sammlungen Kopenhagen und Leningrad brachyptere Weibchen, bei denen die Flügel 1,4–1,5mal so lang wie der Thorax sind. Die Nervatur ist voll ausgebildet und zeigt etwa die gleichen Proportionen wie die Stammform, der Nervellus ist allerdings etwas schräg nach außen gestellt. Die Tiere sind meines Erachtens nicht flugfähig. Weitere Unterschiede zur Stammform sind nicht zu finden. Die zugehörigen Männchen sind unbekannt.

Verbreitung: Nord- und Mittelschweden (HOLMGREN), Dänemark (Kopenhagen), Westrußland (Leningrad).

Flugzeit: VII–VIII.

o) *Barycnemis guttulator* (Thunberg) ♀

*Ichneumon guttulator* Thunberg, 1822, S. 264.
Holotypus (♀): „guttulator. Sv.“ (= Svecia; Etikett vor dem Tier auf besonderer Nadel) (THUNBERG).
*Cratophion caudatulus* Thomson, 1889, S. 1364, syn. nov.
Holotypus (♀): „Norl“ (= Norrland) (THOMSON)
ROMAN (1912, S. 259) hat den Typus von *guttulator* falsch gedeutet und zu *angustipennis* gestellt.

Schläfen wenig verengt (Abb. 136); Wangenfurche wenig kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Fühler 35gliedrig (Abb. 142), vorletzte Glieder wenig länger als breit; Abstand zwischen den hinteren Ocellen knapp so lang wie ihr Abstand zu den Facettenaugen; Mesoscutum vor dem Scutellum gerunzelt; Sternauli fast gerade, breit; Diskoidalwinkel spitz; Nervellus etwa vertikal; Area basalis und obere Begrenzung der Area postica verloschen, ihr Bereich dicht gerunzelt; Mittelsegment sublateral und lateral grob punktiert auf glattem Grund; Area postica dicht runzlig punktiert; Stigmen von der Seitenleiste um knapp einen Durchmesser entfernt; erstes Segment dorsal fast ganz glatt; Petiolus flach; Postpetiolus rundlich, wenig und sehr zerstreut punktiert.

Schwarz; Palpen, Mandibelmitte, Clypeusmitte, Tegulae und Beine gelbrot bis braun; Coxen und Trochanteren schwarzbraun; Pterostigma dunkelbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment rot; zweites Tergit basal und Abdomenspitze dunkel gefleckt.

Kopf 132 breit; Thorax 309 lang, 110 breit; erstes Segment 133 lang; Postpetiolus 63 lang, 61 breit; zweites Segment 102 lang, 113 breit; Femora III 141 lang, 54 breit; Tibien III 110 lang; Metatarsen III 88 lang; Bohrerklappen etwa 150 lang; Körper etwa 790 lang.

Verbreitung: Nord- und Mittelschweden (THOMSON, THUNBERG, Stockholm), Deutschland (Berlin, Budapest), Westrußland (Leningrad), Griechenland (Budapest).

Flugzeit: IV–V.

Artengruppe *agilis* (Holmgren)

Hierher gehört nur eine Art, die durch die lange Behaarung der letzten Abdominaltergite gekennzeichnet ist. Die kleinen Tiere zeigen sonst keine Besonderheiten. THOMSON (1889, S. 1367) hat für diese Artengruppe den Namen *Cyrtophion* geprägt, der aber wegen der unglücklichen Typenwahl VIERECKS (1914, S. 40) nicht verfügbar ist.

p) *Barycnemis agilis* (Holmgren) ♀♂

Porizon agilis Holmgren, 1860, S. 134.
Lektotypus bestimmt (♀) „Lp. m.“ (= Lapponia meridionalis), „Bhn“, „26/8“ (HOLMGREN).
THOMSON (1889, S. 1367) hat fälschlich den Namen *Porizon dissimilis* Gravenhorst auf diese Art bezogen.

Schläfen stark verengt (Abb. 137); oberer Mandibelzahn kaum länger als der untere; Wangenfurche wenig kürzer als die Breite der Mandibelbasis; Clypeus ganz glatt; Gesicht etwas schmäler als die Stirn; Fühler etwas unterhalb der Mitte des Kopfes ansetzend, 21gliedrig (Abb. 143), vorletzte Glieder etwas länger als breit; Stirn wenig länger als Gesicht und Clypeus gemeinsam; Hypostomalraum glatt; Abstand zwischen den hinteren Ocellen wenig kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Gesicht und Stirn fast glatt, stellenweise sehr fein gekörnelt; Scheitel und Schläfen nahezu ganz glatt; Pronotum late-

ral sehr fein und dicht punktiert; Mesoscutum fein gekörnelt und sehr fein und sehr zerstreut punktiert; Schildchengrube längsgestreift; Scutellum nur basal gerandet; vordere Mesosternalquerleiste in der Mitte gerade; Mesopleuren und Mesosternum jeweils auf den Flächen fast glatt, an den Rändern runzlig gekörnelt; Sternauli fast gerade, nicht über die ganze Länge der Mesopleuren reichend, relativ breit; Metapleuren dicht und fein runzlig gekörnelt; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas; Areolarquernerv etwa so lang wie der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv; Diskoidalwinkel etwa ein Rechter; Nervellus deutlich schräg nach außen gestellt; Beine nicht besonders verdickt; Tibiensporne III am Ende deutlich gekrümmt (der längere weniger stark); Area basalis als undeutlich gerunzelter Kiel ausgebildet, etwa um ein Drittel kürzer als die Area postica; Mittelsegment dorsal fein gekörnelt, lateral stellenweise glatt; Area postica runzlig gekörnelt; Stigmen um knapp einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; erstes Segment dorsal glatt; Petiolus dorsal flach, lateral mit relativ großen Glymmen, davor zerflossen gestreift, stellenweise auch glatt; Thyridien etwa eineinhalbmal so lang wie breit; zweites Tergit lateral basal sehr zerstreut punktiert; siebentes Tergit lang und deutlich behaart; Bohrer depreß, deutlich gebogen (Abb. 148).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeusspitze, Fühlerbasis (bis zum zweiten Glied), Tegulae und Beine gelb bis gelbbraun; Coxen III verdunkelt; Pterostigma dunkelbraun; zweites Tergit braun überlaufen.

Kopf 69 breit; Thorax 125 lang, 48 breit; erstes Segment 57 lang; Postpetiolus 27 lang, 23 breit; zweites Segment 32 lang, 42 breit; Femora III 62 lang, 20 breit; Tibien III 70 lang; Metatarsen III 34 lang; Bohrerklappen 57 lang; Körper etwa 340 lang.

Verbreitung: Nord- bis Südschweden (Hinz, Holmgren, Jussila, Townes, Stockholm), Norwegen (Berlin), Dänemark (Kopenhagen), Nordrußland (Leningrad), Nord- bis Süddeutschland (Berlin, Kopenhagen), Böhmen (Townes), Mähren (Prag).

Flugzeit: (IV), VI–IX.

### Artengruppe *filicornis* (Thomson)

Die beiden hierher gestellten Arten sind durch das Fehlen charakteristischer Merkmale gekennzeichnet. Wenn man annimmt, daß in der Regel bei einem Auftreten von Sexualdimorphismus die Männchen dem Ursprung der jeweiligen Gruppe noch näher stehen, während die Weibchen in größerem Umfang apomorphe Merkmale erworben haben (vgl. S. 51), muß man schließen, daß die Arten dieser Gruppe dem Ursprung der Gattung relativ am nächsten stehen. Daß sie untereinander näher verwandt sind, ist unwahrscheinlich. Ein Name für diese Gruppe steht nicht zur Verfügung.

Schläfen stark verengt (Abb. 138); oberer Mandibelzahn etwas länger als der untere; Wangenfurche knapp so lang wie die Breite der Mandibelbasis; Clypeus glatt, basal sehr zerstreut punktiert; Fühler etwa in der Mitte des Kopfes ansetzend; Stirn deutlich kürzer als Gesicht und Clypeus gemeinsam; Gesicht und Stirn gekörnelt; Scheitel und Schläfen sehr fein gekörnelt, glänzend; vordere Mesosternalquerleiste in der Mitte etwa gerade; Radiusanhang wenig länger als die Breite des Pterostigmas; Diskoidalwinkel etwas spitz; Nervellus etwa vertikal; Beine nicht besonders verdickt; Thyridien etwa dreimal so lang wie breit; zweites Tergit lateral basal sehr fein punktiert; Bohrer schlank, kompreß, die Abdomenspitze deutlich überragend, nicht stark gekrümmt.

Tabelle der Arten

1. Hinterbeine mäßig verdickt; Femora III knapp dreimal so lang wie breit; Tibiensporne III apikal deutlich gekrümmt; Mittelsegment dorsal neben der Area basalis gekörnelt und punktiert; Bohrerklappen länger als die Tibien III.
*filicornis* (Thomson) ♀♂

– Hinterbeine sehr schlank; Femora III etwa fünfmal so lang wie breit; Tibiensporne III am Ende fast gerade; Mittelsegment dorsal deutlich gerunzelt; Area basalis kaum erkennbar; Bohrerklappen kürzer als die Tibien III.
*probloides* spec. nov. ♀

q) *Barycnemis filicornis* (Thomson) ♂♀

*Leptopygus filicornis* Thomson, 1889, S. 1366f.
Holotypus (♀): „70.311", „Germ." (Thomson).

Fühler 27gliedrig (Abb. 144), etwa fadenförmig, vorletzte Glieder wenig länger als breit; Gesicht beim Weibchen so breit wie die Stirn, beim Männchen wenig schmäler; Abstand zwischen den hinteren Ocellen kürzer als ihr Abstand zu den Facettenaugen; Hypostomalraum glatt; Gesicht und Stirn neben der Körnelung fein zerstreut punktiert; Schläfen neben der feinen Körnelung sehr fein und sehr zerstreut punktiert; Pronotum dicht und fein runzlig punktiert auf gekörneltem Grund, Furche deutlich gestreift; Mesoscutum fein punktiert auf fein gekörneltem Grund, vor dem Scutellum gerunzelt; Schildchengrube längsgestreift; beim Weibchen Scutellum basal gerandet, auf der Fläche fast glatt, sehr fein und sehr zerstreut punktiert, beim Männchen bis über die Mitte fein gerandet, teilweise fein gestreift; Mesopleuren und Mesosternum auf glattem Grund deutlich zerstreut punktiert; Sternauli deutlich, wenn auch nicht stark gebogen; Metapleuren deutlich punktiert auf gekörneltem Grund; Areolarquernerv etwa so lang wie der Cubitusabschnitt zwischen Areolarquernerv und rücklaufendem Nerv; Beine mäßig verdickt; Tibiensporne III am Ende deutlich gekrümmt; Area basalis beim Weibchen als schmale flache undeutliche Längsfurche ausgebildet, lateral undeutlich begrenzt, beim Männchen breiter, lateral deutlich begrenzt; Mittelsegment dorsolateral gekörnelt und zerstreut punktiert, lateral stellenweise fast glatt, beim Männchen zusätzlich gerunzelt; Area postica beim Weibchen fein und dicht runzlig punktiert auf gekörneltem Grund, beim Männchen zusätzlich dicht gerunzelt und mit Mittellängskiel (unterschiedlich lang); Stigmen etwa um einen halben Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Petiolus dorsal glatt oder sehr fein gekörnelt, mit flacher Mittellängsfurche, lateral mit deutlichen Glymmen, dazu gestreift, nur basal wenig glatt; Postpetiolus fein gekörnelt und dazu stellenweise sehr fein punktiert oder punktrissig.

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Clypeusspitze, Fühlerbasis (bis zum zweiten Glied), Tegulae und Beine gelb bis braun (oder teilweise auch schwarz); Coxen II basal, III ganz dunkel; auch Femora III oft verdunkelt; Pterostigma schwarzbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment rot oder braun überlaufen; Männchen an Beinen und Abdomen oft dunkler.

Kopf 113 breit; Thorax 264 lang, 100 breit; erstes Segment 114 lang; Postpetiolus 52 lang, 39 breit; zweites Segment 79 lang, 117 breit; Femora III 119 lang, 42 breit; Tibi-

en III 121 lang; Metatarsen III 79 lang; Bohrerklappen 136 lang; Körper etwa 650 lang.

Verbreitung: Nord- bis Süddeutschland (Haeselbarth, Hinz, Horstmann, Thomson, Townes, Berlin, Kopenhagen, München), Polen (Sawoniewicz), Böhmen (Šedivy), Nordostfrankreich (Paris), Schweiz (Hinz, Paris), Österreich (Haeselbarth, Hinz, Horstmann, Wien), Norditalien (Haeselbarth, München).

Flugzeit: V–IX.

r) *Barycnemis probloides* spec. nov. ♀

Holotypus (♀): „Yugoslavia, Macedonia, Mts. Selečka Pletvor, 900–1200 m, leg. Papp, Horvatovich", „Nr. 9 11. V. 1971" (Budapest).

Paratypen: 1♀ „24. VII. 1967 Borovez/BG", „Bulgarien, Hinz leg." (Hinz), 1♀ „Bulg. V. 1916, Situjakowo Tschetér Tepé, 1730 m, v. Boetticher S. G." (Berlin).

Die Art steht zwischen *Barycnemis* und *Probles*. Für die Zugehörigkeit zu *Probles* sprechen die schlanken Beine und die fast geraden Tibiensporne III, zu *Barycnemis* die fast geraden Sternauli und das stark gerunzelte Mittelsegment mit langer Area basalis.

♀: Fühler 26–27gliedrig (Abb. 145), vorletzte Glieder deutlich etwas länger als breit; Gesicht wenig schmäler als die Stirn; Abstand zwischen den hinteren Ocellen etwa so lang wie ihr Abstand zu den Facettenaugen; Kopf neben der Körnelung nicht punktiert; Pronotum lateral und Mesoscutum neben der Körnelung sehr fein und kaum sichtbar punktiert, vor der Schildchengrube wenig gerunzelt; Scutellum bis über die Mitte gerandet, auf der Fläche fast glatt; Mesopleuren und Mesosternum auf glattem oder sehr fein gekörneltem Grund fein punktiert; Sternauli fast gerade, breit, deutlich quergerunzelt; Metapleuren dicht und fein gerunzelt, matt; Areolarquernerv sehr kurz; Beine schlank; Tibiensporne III fast gerade; Area basalis durch zwei Längsleisten undeutlich begrenzt, schmal, etwa so lang wie die Area postica; Mittelsegment recht grob vollständig gerunzelt, auch die Area postica, diese oft mit Mittellängskiel; Stigmen um knapp einen Durchmesser von der Seitenleiste entfernt; Petiolus dorsal basal, glatt, apikal längsgestreift, lateral ganz gestreift; Glymmen am Ende nicht besonders vergrößert; Postpetiolus fein gekörnelt, stellenweise glatt; Bohrer sehr schlank (Abb. 150).

Schwarz; Palpen, Mandibeln, Tegulae und Beine gelb; Coxen III und Trochanteren III dunkel; auch Femora III schwach verdunkelt; Clypeusspitze unterschiedlich stark aufgehellt; Pterostigma schwarzbraun; Abdomen hinter dem ersten Segment braun überlaufen.

Kopf 88 breit; Thorax 165 lang, 71 breit; erstes Segment 77 lang; Postpetiolus 32 lang, 20 breit; zweites Segment 55 lang, 38 breit; Femora III 95 lang, 18 breit; Tibien III 107 lang; Metatarsen III 62 lang; Bohrerklappen 61 lang; Körper etwa 410 lang.

Verbreitung: Bulgarien (Hinz, Berlin), Mazedonien/Jugoslawien (Budapest).

Flugzeit: V–VII.

## Species incerte sedis

*Barycnemis Pfankuchi* Lange, 1911, S. 543.

Typus nicht auffindbar.

Die Art ist nach der Beschreibung nicht zu deuten. Die Ausbildung einiger Merkmale (Struktur des Mesoscutums, Form des Basalnervs im Vorderflügel) spricht dagegen, daß es sich überhaupt um eine Art der Gattung *Barycnemis* handelt.

## VI. Zusammenfassung

Die Arbeit enthält Ergänzungen und Korrekturen zu Teil I der Revision, insbesondere einen revidierten Bestimmungsschlüssel für die in Europa vertretenen Gattungen und Bemerkungen zur Taxonomie und Verbreitung der Arten. Zusätzlich wird die Gattung *Barycnemis* Förster revidiert. Es werden eine Gattung *(Gelanes* spec. nov.; Typusart *Thersilochus fusculus* Holmgren) und 30 Arten neu beschrieben, sechs bisher als Gattungen ausgefaßte Taxa als Untergattungen eingeordnet und neun Arten neu synonymisiert.

## VII. Literaturverzeichnis

ASHMEAD, W. H. (1895): On the genus *Barycnemis* Förster. – Proc. Ent. Soc. Wash. **3**, 238–239

AUBERT, J.-F. (1966): Fixations d'Ichneumonides lectotypes dans la collection C. G. THOMSON conservée à Lund. – Opusc. Ent. **31**, 125–132

— — (1968): Fixation des types, lectotypes et paratypes dans les collections d'Ichneumonides, et première liste de types perdus ou conservés. – Mitt. Schweiz. ent. Ges. **61**, 175–201

— — (1969): Ichneumonide Tersilochine inédite du genre *Diaparsis* Först. – Bull. Soc. ent. Mulhouse **1969**, 46–47

— — (1970a): Révision des travaux concernant les Ichneumonides de France et 7^e supplément au catalogue de GAULLE (100 espèces nouvelles pour la faune française). – Bull. mens. Soc. Linn. Lyon **39**, 269–280

— — (1970b): Ichneumonides pétiolées inédites. – Bull. Soc. ent. Mulhouse **1970**, 65–73

— — (1971): Supplément aux Ichneumonides pétiolées avec neuf espèces nouvelles. Bull. Soc. ent. Mulhouse **1971**, 35–43

— — (1972): Huit Ichneumonides pétiolées inédites. – Bull. Soc. ent. Mulhouse **1972**, 45–49

— — (1979): Ichneumonides pétiolées inédites avec quatre genres nouveaux. – Bull. Soc. ent. Mulhouse **1979**, 1–8

BRISCHKE, C. G. (1880): Die Ichneumoniden der Provinzen West- und Ostpreußen. – Schrift. naturf. Ges. Danzig, N. F., **4** (4. Heft), 108–210

CUSHMAN, R. A. (1922): On the ASHMEAD manuscript species of Ichneumonidae of Mrs. SLOSSON's Mount Washington lists. – Proc. U. S. Nat. Mus. **61** (8), 1–30

FABRICIUS, J. C. (1798): Supplementum entomologiae systematicae. – Hafniae, II u. 572 pp.

FITTON, M. G. (1976): The Western Palaearctic Ichneumonidae (Hymenoptera) of British authors. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. **32**, 303–373

FÖRSTER, A. (1868): Synopsis der Familien und Gattungen der Ichneumonen. – Verh. naturh. Ver. Rheinl. **25**, 135–221

GRAVENHORST, J. L. C. (1829): Ichneumonologia Europaea. – Vratislaviae, **3**, 1097 pp.

HALIDAY, A. H. (1838): New British insects indicated in Mr. CURTIS's guide. – Ann. nat. Hist. **2**, 112–121

HOLMGREN, A. E. (1858): Conspectus generum Ophionidum Sueciae. – Öfv. K. Vet. Akad. Förh. **15**, 321–330

— — (1860): Försök till uppställning och beskrifning af de i Sverige funna ophionider (Monographia Ophionidum Sueciae). – K. Svensk. Vet. Akad. Handl., N. F. **2**, No. 8, 158 pp.

HORSTMANN, K. (1970a): Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden (Hymenoptera) der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. – Oecologia (Berl.) **4**, 29–73

— — (1970b): Die Ichneumoniden (Hymenoptera) von der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. – Faun.-Ökol. Mitt. **3**, 299–307

— — (1970c): Ein Beitrag zur Kenntnis der Ichneumonidenfauna der Halligen (Hymenoptera). – Faun.-Ökol. Mitt. **3**, 308–311

— — (1970d): Bemerkungen zur Systematik einiger Gattungen der Campopleginae (Hymenoptera, Ichneumonidae). – Nachrichtenbl. Bayer. Ent. **19**, 77–84

— — (1971): Revision der europäischen Tersilochinen I (Hymenoptera, Ichneumonidae). – Veröff. Zool. Staatssamml. München **15**, 45–138

— — (1979): Eine neue *Diaparsis*-Art (Hymenoptera, Ichneumonidae, Tersilochinae). – Nachrichtenbl. Bayer. Ent. **28**, 108–110

JONAITIS, V. P. (1974): Two new species of the group *heterocerus* from the genus *Tersilochus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) from Lithuania. – Zool. Shurn. **9**, 1424–1425

LANGE, C. F. (1911): Neue paläarktische Ichneumoniden (Hym.). – Deutsch. ent. Z. **1911**, 540–547

MÜLLER, O. F. (1776): Zoologiae Danicae prodromus. – Hafniae, XXXII u. 282 pp.

OEHLKE, J. (1968): Über den Verbleib der Hymenopteren-Typen SCHMIEDEKNECHTs. – Beitr. Ent. **18**, 319–327

OSELLA, G. (1970): Revisione del genere *Dichotrachelus* Stierlin (Coleoptera Curculionidae). – Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona **18**, 449–569

ROMAN, A. (1909): Ichneumoniden aus dem Sarekgebirge. – In: A. HAMBERG, Naturwissenschaftliche Untersuchungen des Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland **4**, 199–374

— — (1912): Die Ichneumonidentypen C. P. THUNBERGS. – Zool. Bidrag Uppsala **1**, 229–293

— — (1916): Ichneumoniden aus West-Grönland. – Ark. Zool. **10**, No. 22, 12 pp.

— — (1928): Liste der aus Island bekannten Ichneumoniden. – In: C. H. LINDROTH, Zur Land-Evertebratenfauna Islands I. Göteborgs vetensk. Vitterh.-Samh. Handl (5 B) **1**, No. 4, 15–24

SCHMIEDEKNECHT, O. (1910): Opuscula Ichneumonologica. IV. Unterfamilie. Ophioninae. – Fasc. **26**, Blankenburg i. Thür., 2001–2080

SCHRANK, F. VON PAULA (1802): Fauna boica. **2**, 2. Abt.–Ingolstadt, 412 pp.

SILVESTRI, F. (1917): Contributo alla conoscenza del Celiode del Nocciuolo (*Coeliodes ruber* Marsh.: Coleoptera, Curculuinidae). – Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici **12**, 155–174

STROBL, G. (1901): Hymenopteren aus Ungarn und Siebenbürgen. Gesammelt von Professor Gabriel STROBL und Professor THALHAMMER. – Verh. Mitt. Siebenbürg. Ver. Naturw. Hermannstadt **50** (1900), 43–79

— — (1904): Ichneumoniden Steiermarks (und der Nachbarländer). V. Fam. Ophionidae. – Mitt. naturw. Ver. Steiermark **40** (1903), 43–160

THOMSON, C. G. (1889): Försök till gruppering och beskrifning af arterna inom slägtet *Porizon* (Grav.). – Opusc. ent., Fasc. **13**, 1354–1400

THUNBERG, C. P. (1822): Ichneumonidea, Insecta Hymenoptera, illustrata. – Mèm. Acad. Imp. Sci St. Pétersbourg **8**, 249–281

TOWNES, H. (1945): A catalogue and reclassification of the Nearctic Ichneumonidae (Hymenoptera). Part II. The subfamilies Mesoleiinae, Plectiscinae, Orthocentrinae, Diplazoninae, Metopiinae, Ophioninae, Mesochorinae. – Mem. Amer. ent. Soc. **11**, Part II, 479–925

— — (1971): The genera of Ichneumonidae, Part 4. – Mem. Amer. ent. Inst. **17**, 372 pp.

VIERECK, H. L. (1912): Contributions to our knowledge of bees and ichneumon-flies, including the descriptions of twenty-one new genera and fifty-seven new species of ichneumon-flies. – Proc. U. S. Nat. Mus. **42**, 613–648

— — (1914): Type species of the genera of ichneumon-flies. – U. S. Nat. Mus. Bull. (Washington) **83**, V u. 186 pp.

ZETTERSTEDT, J. W. (1838): Insecta Lapponica. Sectio Secunda. – Hymenoptera. – Lipsiae, 317–476

Plant Protection Service Wageningen

# A revision of some Western Palaearctic Oxytorine genera (Hymenoptera, Ichneumonidae)

by G. van Rossem

| SPIXIANA | Supplement 4 | München, 1. Dezember 1980 | ISSN 0343-5512 |
|---|---|---|---|

Diese Arbeit wurde mit Unterstützung der
Deutschen Forschungsgemeinschaft
gedruckt.

---

Adresse des Autors: G. van Rossem,
Plantenziektenkundige Dienst,
Geertjesweg 15, Wageningen, Niederlande.

# A revision of some Western Palaearctic Oxytorine genera

## (Hymenoptera, Ichneumonidae)

by G. van Rossem

Plant Protection Service Wageningen

Dem Andenken Arnold Förster (1810–1884) gewidmet

### Abstract

Redescriptions of Western Palaearctic species of the following genera are presented: *Microleptes* Gravenhorst; *Hemiphanes* Förster; *Oxytorus* Förster; *Hyperacmus* Holmgren; *Entypoma* Förster; *Allomacrus* Förster; *Apoclima* Förster; *Cylloceria* Schiødte; *Aniseres* Förster; *Pantisarthrus* Förster; *Dialipsis* Förster; *Laepserus* Förster; *Symplecis* Förster and *Catastenus* Förster.

The generic name *Laepserus* Förster is introduced instead of *Blapticus* Förster. The type species of *Blapticus* turned out to be a species of *Symplecis*.

A supplement on the genus *Eusterinx* is given.

Two new genera are introduced, viz. *Phosphorus* with *Entypoma rugosissimum* Strobl, 1903 as the type species and *Ephalmator* with *E. subsimilis* nova species as the type species.

The following new species are proposed: *Hemiphanes townesi; Pantisarthrus dispar; Laepserus restrictus; Ephalmator subsimilis; Symplecis invisitata; Symplecis infavorabilis* and *Eusterinx inaequalis*.

*Cylloceria marginator* Schiødte and *Chalinoceras altior* Heinrich are considered to be forms of *Cylloceria melancholica* Gravenhorst. *Blapticus crassulus* Thomson, 1888 is regarded as a form of *Laepserus dentifer* (Thomson, 1888).

Holotypes and lectotypes of several species are designated.

### Introduction

#### Supergeneric name

In their paper "The family-group names of the Ichneumonidae (excluding Ichneumoninae)" Fitton and Gauld (1976) determined that certain names of the family-group taxa in Townes' revision of the Ichneumonidae do not comply with the provisions of the Code of Zoological Nomenclature. Among their findings is that the name Microleptinae has to be rejected and Oxytorinae Thomson, 1883 should take its place.

Townes (November 8, 1978) wrote me, that he thinks that basing a supergeneric group name on the oldest genus is the best method and noted that this was advocated by earlier codes of nomenclature. The present International Code mandates a different method. Townes believes that method will not result in a stable set of names until:

1. Bibliographic data on supergeneric group names are complete.
2. There is general and stable agreement about what constitutes a valid proposal of such names.

Although it is a pity to change the name used by TOWNES in his monograph, it is also inconvenient to undermine the code. This decided me to follow the suggestion of FITTON and GAULD (1976).

With respect to *Oxytorus,* TOWNES (1971, p. 186) noted that the genus was "traditionally placed in the Scolobatinae, but there it appears to be a misfit. Its present referral to the Microleptinae however, may not be an improvement as its true relationships are obscure". Consequently the supergeneric name Oxytorinae might neither be stable.

Genera in discussion

TOWNES (1971) placed 24 genera in the Microleptinae, of these 3 are not Palaearctic. The genus *Kentrotryphon* Strobl of which only one specimen exists, was discussed by TOWNES (1967). The GRAVENHORST, SCHIØDTE and FÖRSTER types belonging to *Megastylus* Schiødte were studied by VAN ROSSEM (1974). It is unfortunate that two printer's errors occurred in two of the headings in that paper, namely on page 281 "inpressor" instead of impressor and on page 283 "subtiliventrie" instead of subtiliventris.

Of the genera *Proclitus, Plectiscidea, Aperileptus, Eusterinx* and *Helictes* the type material was studied and rearranged by AUBERT, respectively in 1968, 1975 and 1977.

## Acknowledgements

The author is greatly indebted to the Uyttenboogaart – Eliasen Stichting at Amsterdam for grants to travel to München. I wish to express my gratitude to Dr. E. J. Fittkau, Director of the Zoologische Staatssammlung, Schloss Nymphenburg at München and Mr. Erich Diller for kind hospitality during my stays.

I wish to express my sincere thanks to Dr. Henry Townes for reading this manuscript and especially for drawing attention to several incorrect identifications within one of the genera. I should also like to thank Dr. Townes for sending me a number of important specimens.

Two chief contributors of specimens are Dr. E. Haeselbarth, München and Drs. C. J. Zwakhals, Arkel and I should like to thank them gratefully.

For the loan of important type material or specimens for comparison it gives me great pleasure to thank the following persons: Dr. Børge Petersen, København; Dr. R. Danielsson, Lund; Dr. E. J. Fittkau, München; Dr. R. Jussila, Turku, Finland; Dr. E. Königsmann, Berlin; Prof. Dr. habil. G. Morge, Custodia Dipterorum Collectionis Strobl, Eberswalde-Finow, DDR and Dr. W. J. Pulawski. Wrocław.

## Materials and Methods

Of the following institutes type material and specimens were received:
American Entomological Institute, Ann Arbor (TC)
Custodia Dipterorum Collectionis Strobl, Admont (abbreviated CDCS)
Entomological Museum, Lund
Muzeum Zoologicze, Uniwersytet Wrocławski, Wrocław
Universitetets Zoologisk Museum, København
Zoologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin, DDR
Zoologische Staatssammlung, München

External measurements were taken with an ocular micrometer (1 cm at 10×) on a Zeiss binocular low power microscope. All total sizes were measured at 10× enlargement. The length of the ovipositor was measured from the apex of gaster. Most relative measurements, made for comparison of parts, were taken at an enlargement of 40×.

Microscope slides were made of the male genitalia of the genus *Laepserus*. For these pieces of cover slips were used which could be fixed on the pin. Photographs were taken at a magnification of 200 × with a Polaroid camera on a Olympus microscope (phase contrast). I thank Miss A. E. F. Link for her assistance with the photographs.

## Genus *Microleptes*

*Microleptes* Gravenhorst, 1829, Ichneum. Europ. **1:** 679
*Miomeris* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 171
*Miomeris* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 91
*Miomeris:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1316
*Miomeris:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 29): 2242
*Gnathoniella* Schmiedeknecht, 1924, Ent. Monthly Mag. **60:** 47
*Microleptes:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 183

### Key to the males

1. Propodeum coriaceous. Propodeal carinae very weakly developed.
   *M. aquisgranensis* (Först.) (page 82).

– Propodeum polished. Propodeal carinae present . . . . . . . . . . . . . . . . . 2

2. Postannellus and second flagellar segment about the same length, not outcurved but proximally narrow. Tyloids present on flagellar segments 5–8. Nervellus not intercepted.
   *M. rectangulus* (Ths.) (page 82).

– Postannellus 0.8 of length of second flagellar segment. Postannellus and second flagellar segment distally outcurved. Tyloids present on postannellus and second flagellar segment. Nervellus intercepted low.
   *M. glabriventris* (Ths.) (page 84).

### Key to the females

1. Propodeum with regular rough sculpture. Propodeal carinae weakly developed.
   *M. aquisgranensis* (Först.) (page 82).

– Propodeum polished. Propodeal carinae developed . . . . . . . . . . . . . . . 2

2. Apex of clypeus without a median tooth or tubercle. Antenna strongly widened apically. Nervellus intercepted. low.
   *M. glabriventris* (Ths.) (page 84).

– Apex of clypeus with a medial tooth or tubercle. Nervellus not intercepted.
   *M. rectangulus* (Ths.) (page 82).

Remark.–I did not see the type of *Microleptes splendidulus* Gravenhorst. According to Dr. W. J. PULAWSKI the drawer no. 13 in which the specimens were placed, was lost during the evacuation of the collection.

### *Microleptes aquisgranensis* (Förster)

*Miomeris aquisgranensis* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 92
*Miomeris aquisgranensis:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1317
*Miomeris aquisgranensis:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 29): 2243

Characteristics of the lectotype of *Miomeris aquisgranensis:* Labels: Aachen, 16 gl. Lectotype label AUBERT, 1968. Female. Front wing 3.5 mm. Clypeus truncate, with a median row of setae. Anterior tentorial pits large. Face below antennae strongly protuberant. Malar space wide, about the length of scape. Gena, temple and vertex wide. Head square. Occipital carina present. Antenna short, segments square, apically widening. Prothorax narrow, collar medially protuberant and laterally wide, closely sculptured medially. No epomia present. Notauli well developed, not meeting. Mesoscutum polished. Propodeum roughly sculptured, carinae obsolescent except for apical transverse carina. Wings without areola. Nervulus distad of basal vein. Legs yellow, including coxae. Fringe on hind tibia dense and long. Hairs on legs long, especially on hind tarsus. Apex of first sternite at apical 0.3 of segment. Spiracle in front of middle. No glymma present. First tergite coriaceous, with striation on postpetiole. Following tergites polished, second tergite proximally with some rough sculpture. Ovipositor not beyond apex of gaster.

Description of a male in FÖRSTER's collection: Labels: ♂, 19 gl. Aachen. Label AUBERT: *Miomeris aquisgranensis.* Front wing 3.8 mm. Clypeus truncate. Anterior tentorial pits large, open. Face below antennae protuberant, somewhat coriaceous and vaguely punctured. Malar space wide, about the length of postannellus. Gena and vertex broad, polished. Antenna with postannellus short, about 0.6 of length of second flagellar segment. Tyloids on postannellus and two following segments. Base of second flagellar segment weakly constricted. Prothorax narrow, collar protuberant, dorsally coriaceous. No epomia present. Mesoscutum polished, with adpressed long hairs, notauli well developed. Mesopleurum polished, prepectal carina weak, reaching margin somewhat above the middle. Mesopleural impression an isolated pit, short horizontal groove not present. Propodeum coriaceous, carinae weakly developed. Wings without areola. Nervulus about its length distad of basal vein. Nervellus intercepted, discoidella not present. Legs including front and middle coxae yellow. Hind coxae brown. Fringe on hind tibia dense and long. Gaster brown. First segment slender, postpetiole little widened. Spiracle at 0.4 of length. Apex of first sternite at about 0.55 of length. Following tergites polished.

Material examined.–Germany: ♀, lectotype (AUBERT, 1968), Aachen; ♂, Aachen. Both collection Förster, München.

### *Microleptes rectangulus* (Thomson)

*Miomeris rectangulus* Thomson, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1317
*Miomeris rectangulus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 29): 2243
*Gnathoniella egregia* Schmiedeknecht, 1924, Ent. Monthly Mag. **60:** 47

Characteristics of the lectotype of *Miomeris rectangulus* Thomson: Labels: Cartereau, Bar-s-Seine, Gallia. *rectangulus* (Ths label). Lectotype AUBERT. Male. Front wing 3.5 mm. Tyloids on flagellar segments 5–8, distal part of antennae missing. Antennal segments not outcurved. Front wing without areolet. Nervellus not intercepted.

Characteristics of the male. Front wing 3.5–4.2 mm. Clypeus medially outcurved and weakly toothed, not separated from face by a groove. Clypeus and face with erect, widely placed setae. Anterior tentorial pits open. Face polished, below antennae with a coriaceous protuberance. Malar space broad. Gena, temple and vertex wide and polished. Head square. Genal carina present, not reaching mandibular base. Antenna yellowish to brown. Postannellus and second flagellar segment of the same length and not outcurved. Tyloids on flagellar segments five, six, seven and eight (postannellus no. one). Prothorax narrow, collar long, medially protruding. Mesoscutum polished, with adpressed setae. Notauli obsolescent, only indicated at front edge of mesoscutum. Mesopleurum polished, prepectal carina present, dorsal part obsolescent or reaching subtegular ridge. Propodeum with all carinae, basal area and areola confluent. Nervulus opposite basal vein or somewhat distad. Nervellus not intercepted. Legs yellowish, hind coxae brown and proximal part coriaceous. Fringe on apex of hind tibia dense and long. Gaster brownish to black. Median dorsal carinae absent, first tergite with longitudinal striation. Following tergites polished. Second tergite with large thyridia.

Description of the female (and the lectotype of *Gnathoniella egregia* Schmiedeknecht): Front wing 3.7 mm. Palpi white. Mandible blunt, teeth obsolete (also in the male). Clypeus medially outcurved and weakly toothed, separation from face rather obsolete. Face below antennae protuberant and closely punctured. Malar space about as wide as length of scape. Gena, temple and vertex wide and polished. Genal carina not reaching mandible. Proximad part of antenna yellow, distally brown. Postannellus and following segment of the same length. Prothorax narrow, the collar medially protruding. Mesoscutum polished with fine implantations of setae. Notauli obsolete, only indicated at front margin. Mesopleurum polished, prepectal carina reaching to subtegular ridge. Propodeum with all carinae, basal area and areola confluent. Nervulus somewhat distad of basal vein. Nervellus not intercepted. Hind coxae coriaceous for the greater part fuscous. Middle and hind femora slender. Hind tibia robust, apical fringe dense and long. Gaster brownish to black. First tergite with longitudinal striation. Second tergite polished or with some longitudinal striation and large thyridia lying almost in proximad corners. Following tergites polished. Tip of ovipositor just beyond apex of gaster.

Material examined.–DDR: ♀, lectotype of *Gnathoniella egregia* Schmiedekn., Blankenburg, Thüringen; ♀, paralectotype of *Gn. egregia,* Blankenburg, Thür., 14. IX. 1919 (Berlin). France: ♂, Cartereau, Bar-s-Seine, Gallia, *rectangulus* ♂, lectotype *Miomeris rectangulus* Ths (label AUBERT); ♂, Cartereau, Bar-s-Seine, Gallia, *Miomeris rectangulus* Ths, label AUBERT (no gaster) (collection Thomson, Lund). Netherlands: ♂, Asperen (prov. Zuid-Holland), 25. IX. 1973, collection Zwakhals. ♂, Ede, garden, trap, 28. IX.–9. X. 1970 (Coll. van Rossem).

*Microleptes glabriventris (Thomson)*

*Miomeris glabriventris Thomson, 1888, Opusc. ent.* **38** (Fasc. 12): 1317
*Miomeris glabriventris:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **29:** 2243
*Miomeris glabriventris:* AUBERT, 1970, Bull. mens. Soc. de Lyon **39** (9): 274

Characteristics of the female: Front wing 3.3 mm. Clypeus weakly outcurved, not separated from face by a groove, with two rows of four erect setae. Anterior tentorial pits small, open. Face polished, below antennae protuberant. Malar space broad, as wide as mandibular base. Gena and temple broad, reaching width of eye, polished. Head square. Vertex and frons polished. Antenna short, distally somewhat club shaped, medial segments about 0.6 as long as broad, the last segment about 2× as long as more proximal ones. Pedicel large, postannellus constricted proximally. Occipital carina present, closed dorsally, not reaching mandibular base. Thorax entirely polished. Epomia not present. Mesoscutum badly damaged by pin. Prepectal carina reaching subtegular ridge. Propodeum with all carinae. Wings badly damaged. Nervellus not intercepted. Legs including coxae yellow. All coxae polished. All femora and tibiae stout. Front and middle tibiae club shaped. Fringe of hind tibia well developed. First tergite with weak longitudinal striation. Following tergites polished. Ovipositor slightly protruding beyond apex of gaster.

Characteristics of the male: Front wing 4.2–4.4 mm. Clypeus medially somewhat outcurved, not separated from face by a groove, medially with a row of setae. Anterior tentorial pits not large, open. Face polished, with widely placed robust punctures, below antennae strongly protuberant. Malar space broad. Gena, temple and vertex wide and polished. Head square. Occipital carina present, not reaching base of mandible. Proximal part of antenna yellowish, distally brown. Postannellus about 0.9 of length second flagellar segment. Tyloids on postannellus and second flagellar segment. Second flagellar segment proximally weakly constricted and here as wide as postannellus. Prothorax narrow, collar broad. Mesonotum polished, notauli strongly developed. Mesopleurum polished, prepectal carina reaching subtegular ridge. Propodeum with strongly developed carinae, polished. Nervulus opposite basal vein. Discoidella present, but vague. Legs, including coxae yellow. Hind coxae polished. Fringe on hind tibia dense and long. Gaster brownish black. First tergite with strong median dorsal carinae and longitudinal striation. Following tergites polished (with some striation on base of second).

Material examined.–Germany: ♂, Feldstetten, Rauhe Alg., 27.VII.1928, leg. Schmidt, det. Habermehl (no name). *Miomeris rectangulus* Thoms. HABERMEHL ist das Tier nicht bekannt (coll. E. Bauer, München); ♂, Goslar a. H. Grauhöfer Holz, 2.IX.1942, *Miomeris rectangulus* Thoms. det. Bauer (coll. E. Bauer, München). Netherlands: ♂, Ede, 11.IX.1975, leg. B. van Aartsen (coll. Zwakhals). Sweden: ♂, Lhn 9.8. *Miomeris glabriventris* Ths. det. Aubert; ♂, no locality label, *Miomeris glabriventris* det. Aubert; ♀, no locality label, green tag, red rimmed box label "*glabriventris*", det. Aubert (all three specimens original Thomson material, but not from the type locality) (coll. Thomson, Lund).

country?

♂, Styr. Podčetrtek, VI. 1933, leg. Jaeger, *Miomeris* spec. det. Habermehl (coll. E. Bauer).

*Hemiphanes* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 172
*Hemiphanes:* FÖRSTER, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 101
*Hemiphanes:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. 38 (Fasc. 12): 1318
*Hemiphanes:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 29): 2267
*Hemiphanes:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 184

## Key to species

1. Hind aspect of head deeply concave. Occipital carina interrupted.
   *H. gravator* Förster (page 86).
– Hind aspect of head normal, not concave. Occipital carina not interrupted. 2
2. Lateral lobes of mesoscutum for the greater part without adpressed hairs, only proximally and laterally some hairs present. In females gaster from tergite three yellow (in the males this character is unreliable). Tyloids on flagellar segments* 9–10 or 9–11; tyloids well developed and running over the whole length of segment.
   *H. flavipes* Förster (page 85).
– Lateral lobes of mesoscutum covered with adpressed hairs. Gaster more fuscous with yellowish spots medially on tergites two and three. Following tergites more yellow. Tyloids in European males on flagellar segments 9–12, but much shorter.
   *H. townesi* nov. spec. (page 86).

### *Hemiphanes flavipes* Förster

*Hemiphanes flavipes* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. 28: 101
Holotype labelled by present author.

Characteristics of the male: Front wing 4.5–5.3 mm. Maxillary palp reaching beyond front coxa. Mandible yellow, lower tooth shorter. Clypeus yellow, apex truncate. Anterior tentorial pits open. Antenna long, reaching length of body, scape rather swollen, pedicel large, yellow. Tyloids on flagellar segments* 9–11. Postannellus 5.2–6.0 as long as wide. Thorax black, apical corners of prothorax and tegulae yellow. Front parts of notauli deep. Median lobe of mesoscutum with adpressed hairs, lateral lobes polished. Epomia present. Apex of scutellum with some rough sculpture. Propodeum with apical transverse carina strong. Basal transverse carina absent. Median longitudinal carinae present. Front wing without areolet. Nervulus basad of basal vein. Nervellus about vertical, intercepted low, discoidella present. Legs including coxae yellow, hind coxae comparatively large. Hind femur 5.0–5.7 as long as wide, rather short and slender. First gastral segment wide towards apex, end of sternite and spiracles in front of middle.

* postannellus no. one

Characteristics of the female: Front wing 5.4–6.0 mm. Maxillary palp reaching beyond front coxa. Mandible yellow, lower tooth shorter. Clypeus yellow, 2× as wide as long, truncate. Malar space wide. Anterior tentorial pits open. Antenna long, reaching length of body, scape ovoid, pedicel large. Index postannellus 8.0, slender. Gena and temple polished. Occipital carina closed, vertex polished. Pronotum for the greater part polished, epomia present but weak, with some parallel running ridges. Notauli long, running beyond centre of mesoscutum. Median lobe of mesoscutum with adpressed hairs, lateral lobes polished. Apical part of scutellum with rough sculpture. Mesopleurum polished, prepectal carina reaching subtegular ridge. Apical transverse carina strong, basal transverse carina absent. Median longitudinal carinae present. Legs, including coxae yellow. Index of hind femur 5.8–6.0. Sternite of first gastral segment and spiracles in front of middle. Lateral parts of first tergite with longitudinal striation, with some continuation on tergite two. Following tergites polished. Ovipositor slightly protruding beyond apex of gaster. Gaster rather strongly depressed towards apical part.

Material examined.–Germany: ♂, Aachen, holotype (coll. Förster, München); ♀, Oberbayern, Garmisch, Eibsee, 7. VIII. 1928, leg. Bauer; ♀, Oberbayern, Garmisch, 700 m, 23. VIII. 1955, leg. Bauer (all coll. Bauer, München). Sweden: 2♀ & 1♂, Pålsiö (coll. Thomson, Lund); ♀♂, Lappland, Abisko 600 m, Björkstugan b., 25. VII.–15. VIII. 1953, A. Schulte leg. (coll. Bauer, München).

### *Hemiphanes gravator* Förster

*Hemiphanes gravator* Förster, 1871. Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 102. Lectotype labelled by present author.

Characteristics of the male: Front wing 4.0–5.0 mm. Mandible yellow, lower tooth shorter and narrower. Maxillary palp long, reaching front coxa. Apical margin of clypeus yellow, truncate. Anterior tentorial pits open. Face rather protuberant below antennal base (more than in *H. flavipes).* Hind aspect of head deeply concave. Occipital carina interrupted. Ventral part of scape yellow. Postannellus 5.0–6.0 as long as wide. Tyloids on flagellar segments 9–12. Notauli present. Scutellum flat, closely punctured. Wing without areolet. Nervulus somewhat distad of basal vein. Legs including coxae yellow. Hind femur 4.7–6.0 as long as wide. Propodeum with only apical transverse carina developed, more smoothly sculptured than in *H. flavipes.* First gastral segment wide towards apex, postpetiole striate, with yellow spot. Sternite in front of middle. Second segment striate, with brown spots laterally.

Material examined.–Austria: ♂, Griesenau, Tirol, 700 m, 4. VI. 1968 (coll. Haeselbarth). Germany: ♂, lectotype, no locality; ♂, paralectotype, Aachen (coll. Förster, München) ♂, Geierlambach, Heidelbeere (coll. Haeselbarth); ♂, Oberbayern, Grainbach, 800 m, 3. VI. 1968 (coll. Haeselbarth); ♂, Eberschütz, Hessen, 6. VIII. 1967 (coll. Haeselbarth). Sweden: ♂, Phalempin; ♂, Rh (?), red rimmed box label "*gravator*" (both coll. Thomson, Lund).

### *Hemiphanes townesi* nova species

Characteristics of the holotype: Labels: Shaowu Hsien, Fukien TCMaa, 1200–1500 m, 20.–25. IV. 1943. Female. Front wing 4.5 mm. Palpi long, yellowish. Mandible yellowish, teeth brown, lower tooth slightly shorter. Clypeus convex, truncate, about 2.1

as wide as long. No groove between clypeus and face. Face with adpressed, long hairs and medially with close shallow punctures. Malar space wide, about 1.6 the width of mandibular base, polished. Scape globular, pedicel rather large, both yellow to brownish. Postannellus slender, 7.6 as long as wide. Frons and vertex polished, not concave, antennal scrobes not present. Temple and gena polished. Most of the pronotum polished, epomia present, dorsal top yellow. Mesoscutum with close, adpressed hairs, also present on lateral lobes. Notauli present. Scutellum punctured, proximally somewhat sculptured, apex with rough sculpture. Propodeum with all longitudinal carinae, no areola present. Apical transverse carina strong, medially developed into a keel, lying near to apex of propodeum. Propodeal spiracles circular, minute. Dorsal rim of metanotum with a triangular projection opposite front end of lateral longitudinal carina. Mesopleurum polished. Prepectal carina to middle of pronotal rim. Nervulus distad of basal vein. Areolet not defined. Nervellus intercepted low, discoidella almost to hind margin of wing. All coxae and legs whitish brown, hind tibia and tarsi brown. Hind femur 4.5 as long as wide. First tergite fuscous, with close longitudinal striation, spiracles and end of sternite at 0.37 of length. Proximal half of second tergite fuscous, with longitudinal striation, apical half medially polished, laterally with weak striation. A brown spot medially. Following tergites polished. Third tergite proximally and apically with light brown spot, further tergites more yellowish brown. Ovipositor not beyond apex of gaster.

Characteristics of a paratype: Labels: Shaowu Hsien, Fukien TCMaa, 1200–1500 m, 6–9.IV.1943. Male. Front wing 5.8 mm. Palpi and mandible whitish, mandibular teeth brown. Lower tooth about 0.5 shorter than upper. Clypeus whitish to brownish, convex, truncate, about 2.4 as wide as long. No groove between clypeus and face. Face in zone below antennal sockets closely punctured, with adpressed long, silvery hairs. Malar space wide, about 1.5 the width of mandibular base, polished. Scape globular, pedicel large, whitish to brownish. Postannellus slender, about 8.0 as long as wide. Antenna without tyloids. Frons and vertex polished. Frons not concave. Temple and gena polished. Pronotum polished, with epomia. Mesoscutum, also lateral lobes, with close adpressed hairs. Scutellum punctured, apex with rough sculpture. Propodeum with irregular sculpture, median longitudinal and lateral longitudinal carinae proximally obsolete. Apical transverse carina strong, medially developed into a keel, lying near to apex of propodeum. Propodeal spiracles circular, minute. Dorsal rim of metanotum with a triangular projection, lying opposite front end of lateral longitudinal carina. Mesopleurum highly polished. Prepectal carina present, dorsally somewhat obsolete. Front wing without areolet. Nervulus slightly distad of basal vein. Nervellus intercepted low, discoidella almost to wing margin. All coxae and legs whitish to light brown. First tergite with rough sculpture, spiracles at 0.4 of length, end of first sternite at 0.3 of length. Proximal half of second tergite with longitudinal striation and coriaceous sculpture, fuscous. Apical half with weak longitudinal striation and a medial yellow brown spot. Following tergites more polished. Third and fourth tergite with yellow brown area. Apical part of gaster depressed and gradually widening.

Remark. – Males of this species from Europe (Finland and Sweden) have tyloids on flagellar segments 9–12.

I should like to name this species after Dr. Henry Townes (Ann Arbor) in recognition for his help and encouragement during these investigations.

Material examined. – China: ♀ (holotype), Shaowu Hsien, Fukien TCMaa, 1200–1500 m, 20–25. IV. 1943. Paratypes: ♀ (without head), Shaowu Hsien, Fukien TCMaa, 1200–1500 m, 1–9. X. 1943; 2♂, Shaowu Hsien, Fukien TCMaa, 1200–1500 m, 6–9. IV. 1943; ♂, Shaowu Hsien, Fukien TCMaa, 1200–1500 m, 30. IV. 1942. Finland: ♂, Helsinki, 14. VIII. 1968, H. & M. Townes. Germany: ♂, Oberbayern, Garmisch, 700 m, 24. VIII. 1942 (coll. E. Bauer, München). Sverige: ♂, Växjö, 20. VIII. 1958, 150 m, leg. David Townes; ♂, Skåne, VIII. 1969, trap 1, leg. Bo Svensson; ♂, Skåne, VIII. 1969, trap 2, leg. Bo Svensson (all collection Townes, Ann Arbor, U. S. A., except specimen from Germany).

## Genus *Oxytorus*

*Oxytorus* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 199
*Oxytorus:* THOMSON, 1883, Opusc. ent. **32** (Fasc. 9): 387–936
*Oxytorus:* SCHMIEDEKNECHT, 1912, Opusc. Ichneum. **5**, Fasc. 32: 2515
*Oxytorus:* TOWNES, 1971, The genera of Ichneumonidae, Part **4:** 185
*Callidiotes* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 199
*Callidiotes:* SCHMIEDEKNECHT, 1912, Opusc. Ichneum. **5**, Fasc. 32: 2516
*Callidiotes:* KERRICH, 1939, Opusc. ent. **4:** 126–128

Remark. – TOWNES informed me that preference of *Oxytorus* was based on the first revisor principle. *Callidiotes* was synonymized under *Oxytorus* by MEYER (1936). *Delolytus* was synonymized under *Oxytorus* by PERKINS (1962).

### Key to the species
(in the males none of the characters is quite reliable)

1. Areolet closed. Tergites one and two coriaceous. Ovipositor sheath fig. 1B. In many specimens apophyses strongly developed.
   *O. armatus* Thomson (page 88).
– Areolet open. Tergites two and further polished, some slight indication of coriaceous sculpture on tergite two of males. Ovipositor sheath fig. 1A. Apophyses not developed.
   *O. luridator* (Grav.) (page 90).

### *Oxytorus armatus* Thomson

*Oxytorus armatus* Thomson, 1883, Opusc. ent. **32** (Fasc. 9): 910
*Oxytorus armatus:* SCHMIEDEKNECHT, 1912, Opusc. Ichneum. **32:** 2515
*Callidiotes armatus:* KERRICH, 1939, Opusc. ent. **4:** 126

Characteristics of the lectotype: Labels: Pål (Pålsiö, Skåne). Lectotype label KERRICH 1938. Female. Front wing 4.3 mm. Postannellus and two following segments whitish. Flagellar segments 7–12 white. Second intercubitus weak. Apophyses strong. All coxae white brownish. First gastral segment slender, index 2.8. Spiracle at about the midlength. Gastral tergites one, two and three coriaceous. Apex of ovipositor sheath fig. 1B.

A second specimen from the Thomson collection is a male, also from Pålsiö. The second intercubitus is somewhat more developed, but the apophyses are very weak. This character is thus unreliable for separation of the species (KERRICH, 1939).

Description of the female: Front wing 4.3–6.2 mm. Palpi whitish, long. Maxillary palp reaching beyond coxae. Mandible slender, upper tooth somewhat longer. Clypeus for the greater part polished, with an apical fringe of erect setae and an anterior row of widely placed setae. Face coriaceous. Malar space about as wide as length of second flagellar segment. Frons finely coriaceous. Occipital carina complete, meeting oral carina rather far beyond mandibular base. Width of lower gena about the same as that of eye. Antenna slender, segments short, with a white band on segments 7–11. Postannellus and following two segments yellow. Epomia weak. Mesoscutum coriaceous, notauli not developed. Propodeum with all carinae strong, apophyses in most cases well developed. Petiolar area and areola with rough transverse sculpture. Front wing more often with closed areolet. Nervellus intercepted below the middle. Legs yellowish to orange. Hind coxae stout, roughly coriaceous. Fringe of hind tibia present, not long. First segment of gaster very slender, coriaceous. Postpetiole somewhat widened. Tergites two and three finely coriaceous their epipleura separated by a crease. Gaster gradually compressed towards apex. In fresh specimens gaster towards apex with rather long and relatively close setae. This character certainly offers a difference with O. *luridator*. Ovipositor more slender than in O. *luridator* (fig. 1B), apex more acute.

Description of the male: Front wing 4.9–6.5 mm. Palpi whitish to brownish. Maxillary palp long, reaching beyond coxa. Mandible long and slender, upper tooth longer and wider than lower. Clypeus for the greater part polished, with an apical fringe of widely placed setae and an anterior row of erect setae. Face coriaceous and with close punctures. Malar space narrow, less than basal width of mandible. Frons finely coriaceous. Ocelli large. Occipital carina complete, meeting oral carina far beyond mandibular base. Width of lower gena about half the width of eye. Epomia weak or absent. Mesoscutum coriaceous. Notauli absent. Propodeum with all carinae strong, apophyses more often well developed, sometimes weak or absent. Front wing more often with closed areolet. Nervellus intercepted below the middle. Coxae whitish to brown. Hind coxa stout, coriaceous. Fringe on hind tibia present, short. First gastral segment slender, postpetiole somewhat widened. Median dorsal carinae weak. Apical margin of postpetiole, tergites two, three and often base of four orange. Sculpture of tergites two and three in most cases weakly leathery, but in some specimens almost polished (KERRICH, 1939). Tergites two and three and following tergites with regular and closely placed setae (longer than in O. *luridator*).

Material examined. – Netherlands: ♂, Ede, garden, 20. VIII. 1964; 2♂, Ede, garden, 4. IX. 1964; ♂, Ede, garden, 17–18. VIII. 1965; ♂, Ede, Malaise trap, 29. VIII.–2. IX. 1970; 2♂, Ede, Malaise trap, 8. IX.–15. IX. 1970; ♀, Ede, Malaise trap, 15. IX.–22. IX. 1970 (all coll. van Rossem); ♂, Ede, 16. VIII. 1970 (coll. Zwakhals); ♂, Ede, 31. VIII. 1970 (coll. Zwakhals). Sverige: ♀, lectotype KERRICH 1938, Pålsiö, Skåne, coll. Thomson, Lund; ♂, Pålsiö, Skåne, coll. Thomson, Lund.

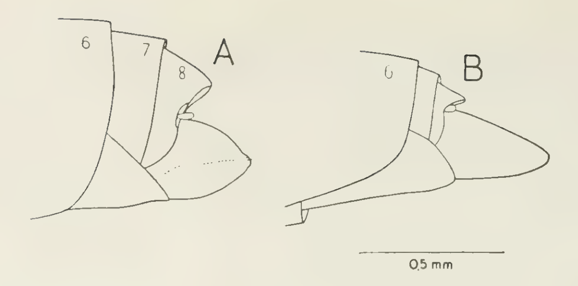



Fig. 1. Apex of ovipositor sheath. A, *Oxytorus luridator* (Grav.). B, *Oxytorus armatus* Thomson. After KERRICH (1939).

*Oxytorus luridator* (Gravenhorst)

*Ichneumon luridator* Gravenhorst, 1820, Mém. Acad. Sci. Torino **24:** 379
*Mesoleptus ventrator* Gravenhorst, 1829, Ichneum. Europ. **2:** 105
*Mesoleptus coxator* Gravenhorst, 1829, Ichneum. Europ. **2:** 109
*Callidiotes luridator:* SCHMIEDEKNECHT, 1912, Opusc. Ichneum. **32:** 2517
*Callidiotes luridator:* KERRICH, 1939, Opusc. Ent. **4:** 126

Characteristics of the lectotype of *Ichneumon luridator:* Labels: an original tag "m"; a white tag "*Pantoporthus*"; a small green tag; lectotype label Townes, 1964. Male. Front wing 5.5 mm. Palpi whitish, long, reaching to front trochanter. Mandible slender, rather roughly punctured, upper tooth longer than lower. Clypeus 3.3× as wide as long, with a marginal fringe of setae and a median and anterior row of erect setae. Malar space about as wide as diameter of ocellus. Face closely punctured, somewhat convex below the antennal sockets. Frons coriaceous. Scape ovate. Antenna yellowish orange. Occipital carina complete, reaching oral carina just beyond mandibular base. Gena about as wide as length of scape. Epomia absent. Mesoscutum coriaceous, finely punctured towards scutellum. Notaulus absent. Scutellum rather convex. Propodeum with all carinae and short triangular apophyses. Petiolar area with some transverse ridges. Prepectal carina reaching hind margin of pronotum below the middle. Upper part of mesopleurum with transverse ridges and punctured, lower half coriaceous and punctured. Speculum large and polished. Front wing without areola and one bulla. Nervellus intercepted far below the middle. Discoidella strong. Hind coxa stout. Fringe present on hind tibia. First tergite with strong median dorsal carinae and no glymma. Tergites polished. Epipleura of tergites 2 and 3 separated by a crease.

Description of the female: Front wing 4.5–5.7 mm. Maxillary palp very long reaching beyond coxa. Mandibles slender, upper tooth somewhat wider and longer than lower. Clypeus about 3.0× as wide as long, with a marginal fringe of setae and a median and anterior row of erect setae. Malar space wide. Face coriaceous and closely and finely punctured. Frons coriaceous. Scape ovate, flagellum stout and with short segments, postannellus 2.0× as long as wide. Flagellar segments 8–12 (or 9–13) white. Antennal base often yellow. Occipital carina complete, reaching oral carina just beyond mandibular base. Gena about as wide as length of scape and pedicellus. Epomia present. Mesoscutum coriaceous, finely and closely punctured towards scutellum. Notaulus absent. Scutellum rather convex. Propodeum with strong carinae. Petiolar area, areola

and basal area confluent and with transverse ridges. Apophyses present but weak. Prepectal carina strong, reaching margin of pronotum about in the middle. Upper part of mesopleurum with transverse ridges, lower half with rough sculpture. Speculum large, polished. Front wing without areola, sometimes with a trace of second intercubitus. Nervellus intercepted far below the middle. Discoidella strong. Middle and hind coxae yellow, hind coxae very stout. Fringe of hind tibia short. Median dorsal and dorsolateral carinae of first tergite well developed. No glymma present. Gaster highly polished. Ovipositor slightly beyond apex of gaster, flat, broad (fig. 1A), with erect, long setae. Epipleura of tergite 2 and half of 3 separated by a crease.

Characteristics of the lectotype of *Mesoleptus ventrator*. Male. Front wing 5.0 mm. Labels: a green tag. Lectotype label of Townes, 1964.

Characteristics of the lectotype of *Mesoleptus coxator*. Female. Front wing 5.4 mm. Labels: a green tag. Lectotype label of Townes, 1964. Propodeum and gaster eaten by Dermestids.

Material examined. – ♂, lectotype of *Ichneumon luridator* (Wrocław); ♂, lectotype of *Mesoleptus ventrator* (Wrocław); ♀, lectotype of *Mesoleptus coxator* (Wrocław).

Austria: 5♂, Carinthia, Ostkarawanken, Ebriach, 580–750 m, 21–29. VII. 1964 (coll. van Rossem); ♂, Carinthia, Matschach, Gem. Feistritz, 750 m, Picea, 19. VII. 1964 (coll. van Rossem); ♀, Aschbach (Tirol), 1400 m, 25. VIII. 1975 (coll. Zwakhals).

Germany: ♂, Glonn, Oberbayern, 14. VII. 1968 (coll. Haeselbarth).

Italia: ♂, Sarntal (prov. Bolzano), 1250 m, 28. VI. 1976 (coll. Zwakhals); ♂, Funes (prov. Bolzano), S. Pietro 1200–1400 m, 20. VII.–9. VIII. 1968 (coll. van Rossem); ♂, Campi, Riva s., Garda 1200 m, D/7. VII. 1966 (coll. Haeselbarth); ♂, Riva s. Garda, 500 m, D/3. VII. 1966 (coll. Haeselbarth); ♂, Karthaus, Südtirol, 1200 m, B 14. VII. 1966 (coll. Haeselbarth); ♂, Karthaus, Südtirol, 1200 m, AB. 2. IX. 1967 (coll. Haeselbarth).

Netherlands: the following specimens were all taken in my garden at Ede (prov. Gelderland) with a Malaise trap: ♂, 13. VI. 1964, 4♂, 17–18. VIII. 1965, ♀, 13. VIII. 1966, ♀, 1. VIII. 1970, 2♂, 2. VIII. 1970, ♀, 15. IX.–22. IX. 1970, ♀, 21. IX.–8. X. 1971, 3♀, 1♂, 22. IX.–28. IX. 1972, ♀, Ede; 31. VII. 1970 (Zwakhals); ♀, Ede, Sijsselt, 7. IX. 1963 (van Rossem); ♀♂, Radio Kootwijk, 3. VIII. 1963 (van Rossem); ♂, Asperen (Zuid-Holland), 8. VII. 1973 (Zwakhals); ♂, Valkenisse (Zeeland), 28. VII. 1975 (Zwakhals); ♂, Best (Nd. Br.), 17. VII. 1975 (van Aartsen); ♂, Venlo, 19. VII. 1975 (van Aartsen); Vlodrop (Limburg), 29. VI. 1973 (van Aartsen); ♂, Kunrade (Limburg), 6. VII. 1975 (Zwakhals).

Sverige: 2♂, Stöllet, Värmland, 30. VI.–19. VII. 1975 (coll. van Rossem).

## Genus *Hyperacmus*

*Hyperacmus* Holmgren, 1856, K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. n. f. **1**: 322
*Hyperacmus:* SCHMIEDEKNECHT, 1925, Opusc. Ichneum. **5** (Fasc. 40): 3147
*Hyperacmus:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4**: 187

*Hyperacmus crassicornis* (Gravenhorst)

*Exochus crassicornis* Gravenhorst, 1829, Ichneum. Europ. **2** (2): 347, ♀.
*Hyperacmus crassicornis:* HOLMGREN, 1856, K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. n. f. **1:** 322, ♀.
*Hyperacmus crassicornis:* SCHMIEDEKNECHT, 1925, Opusc. Ichneum. **5** (Fasc. 40): 3148, ♀♂.

Characteristics of the holotype: Labels: none. Holotype label of the present author. Female. Front wing 5.4 mm. Palpi whitish. Clypeus flat, on one level with face. Upper face and antennal sockets strongly expanded. Malar space and lower gena as wide as length of scape, polished. Occipital carina meeting oral carina just beyond mandibular base, widely interrupted dorsally. Frons and vertex lying almost on the same horizontal level. Scape ovate, broadly truncate distally. Antenna short, segments about 2× as wide as long, orange. Head with widely placed erect or suberect setae. Pronotum polished, no epomia. Mesoscutum damaged by pin, flat, polished, with notauli. Scutellum flat, polished. Propodeum flat, with irregular sculpture. Pleural and lateral longitudinal and median longitudinal carinae present, areola and petiolar area not defined. Only upper part of prepectal carina developed. Postpectal carina absent. Front wing without areolet. Nervellus somewhat inclivous, intercepted low. Discoidella developed. Legs orange, with all femora and tibiae stout. Front femur about 2.3× as long as wide. Front and middle tibiae dorsally with close spines. Hind tibia with few spines but long hairs. All tarsi with adpressed long hairs. Gaster depressed. Spiracle of first segment at 0.43 of length, about 1.3 as long as wide, no glymma present. First tergite fuscous, with rough sculpture, all other tergites brown, polished. Ovipositor slightly beyond apex of gaster.

Characteristics of the female: Front wing 5.0–6.0 mm. Head black. Maxillary palps long. Second segment short and wide, third segment as wide as second 2× as long as broad. Last segment slender. Labial palps short. Clypeus small, flat, brown, 1.7 as wide as long. Tentorial pits lying on lateral corner of clypeus. Upper face strongly produced forward below the antennae. Face, malar space and gena with widely scattered setiferous punctures. Eyes small, almost round. Malar space and lower gena as wide as length of scape. Occiput deeply impressed, occipital carina broadly interrupted dorsally. Scape ovate, with strong setiferous punctures. Flagellum with wide and robust segments. Thorax black, depressed. Pronotum in the dorsoventral axis short, mesopleurum protruding ventrally. Pronotum polished, hind dorsal margin with setiferous punctures. Mesoscutum polished, coarse setiferous punctures along front and lateral margins. Notaulices well developed. Scutellum polished, without carina. Propodeum roughly sculptured, only longitudinal carinae present. Front wing without areolet and with two bullae. Nervellus inclivous, discoidella present. Legs light brown, robust. Coxae stout, with scattered long hairs. Femora 2.0–2.2; 2.0–2.1; 2.4–3.0 as long as wide. Front and middle tibiae dorsally with close spines. First tergite 1.1–1.3 as long as wide, roughly sculptured, black. Spiracle at 0.43–0.4.8 of length, apex of first sternite in front of spiracle. No glymma. Following tergites brown, polished. On second tergite thyridia near base. Ovipositor slightly beyond tip of gaster.

Male. I have not seen the male.

Material examined. – ♀, Holotype of *Exochus crassicornis* Gravenhorst, no labels (Wrocław). Germany (?); ♀, Judikar, Voralpen C. Tombea, 1800 m, 18. VI. 1958 (coll. Haeselbarth). Sverige: ♀, Stöllet, Värmland, 30. VI.–19. VII. 1975 (coll. van Rossem).

*Entypoma Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl.* **25:** 171
*Entypoma:* FÖRSTER, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 81
*Entelechia* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 110
*Entypoma:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 114
*Entypoma:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2177
*Entelechia:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2179
*Entypoma:* AUBERT, 1968, Bull. Soc. Ent. Mulh. mai-juin: 38
*Entypoma:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 189

Remark. – The species of STROBL (1903), *Entypoma rugosissimum,* is now arranged in a new genus *Phosporus* (page 129). The species described by AUBERT (1968) takes a somewhat doubtful position. The postannellus is in fact shorter, but the character of the median dorsal carinae is unreliable. No females were found of *E. robustum* Förster, as AUBERT placed the FÖRSTER females under *E. robustator.*

## Key to the species

1. Front wing without areolet. Ovipositor upcurved, about the length of middle femur beyond apex of gaster.
   *E. suspiciosum* (Förster) (page 95).
– Front wing with areolet. Ovipositor upcurved, 0.8 of length hind tibia beyond apex of gaster . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2
2. Postannellus 4.0–5.0 as long as wide. No females known.
   *E. robustum* Först. (page 93).
– Postannellus 3.0–3.6 as long as wide. Ovipositor 0.8 of length hind tibia beyond apex of gaster.
   *E. robustator* Aubert (page 94).

### *Entypoma robustum* Förster

*Entypoma robustum* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 82 (Lectotype AUBERT, 1967)
*Entypoma robustum:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2178
*Entypoma robustum:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turkuensis A, **II** (34): 103
*Entypoma robustum:* AUBERT, 1968, Bull. Soc. Ent. Mulh. mai-juin: 38

Remark. – ROMAN (1923) reported *Dynatosoma fuscicorne* (Meigen) (Dipt. Nematocera) to be the host of *Entypoma robustum* (Jussila, 1965).

Characteristics of the lectotype: Labels: none. Lectotype AUBERT, 1967. Male. Front wing 4.25 mm. Malar space with a groove. Index postannellus 4.0. Front wing with areolet. Median dorsal carinae to apex of first tergite. Second and third tergite with apical margins yellow.

Description of the male: Front wing 3.7–4.3 mm. Palpi, mandibles and often clypeus yellowish to brownish. Lower tooth of mandible slightly shorter. Clypeus about half circularly of shape, flat, 1.8–2.0 as wide as long. Malar space about as wide as second front tarsal segment is long, with a groove. Postannellus 4.0–5.0 as long as wide. Tylo-

ids on flagellar segments 3–6, two longitudinal carinae per segment, with a flattened area between (often difficult to see). Face medially coriaceous, with rather close hairs. Frons polished. Pronotum polished or with some weak striation, epomia present. Mesoscutum polished, notauli well defined, meeting in center. In some specimens weak longitudinal striation between apical ends of notauli. Propodeum dorsally polished, pleural areas coriaceous. Carinae strong, costula not defined. Petiolar area reaching to about the middle of propodeum. Mesopleurum highly polished. Prepectal carina to about the middle of pronotal hind margin, not reaching mesopleural margin. Front wing with areolet. Nervellus intercepted below the middle, discoidella present. Front and middle coxae yellow, hind coxae more brownish, coriaceous. Hind femur about 4.0 as long as wide, stout. First tergite fuscous, coriaceous, median dorsal carinae developed to the apical margin or not. Second tergite for the greater part duscous and coriaceous. Following tergites polished.

Material examined. – Germany: ♂, lectotype, no locality label (coll. Förster, München); ♂, Oberbayern, Garmisch, 700 m, 11. VIII. 1928, det. *E. robustum:* A. Roman (coll. E. Bauer, München); ♂, Tremalzo, Judik. Voralpen, 1925 m, L 6. IX. 1967 (coll. Haeselbarth). Italia: ♂, Campi, Riva s. Garda, 1200 m, D 7. IX. 1967 (coll. Haeselbarth). Netherlands: 2♂, Asperen (prov. Zuid-Holland), 29. X. 1973 (coll. Zwakhals).

## *Entypoma robustator* Aubert, 1968

*Entypoma robustator* Aubert, 1968, Bull. Soc. Ent. Mulh.: 38

Characteristics of the female: Length of front wing 4.3–4.5 mm. Clypeus flat, about 2.5× wider than long. Palpi yellow. Mandible with two teeth, the lower somewhat turned in, shorter. Malar space broad, about as wide as length of 4th flagellar segment. Gena broad, polished. Face polished, somewhat convex. Antenna short. Index postannellus 4.2. Vertex polished. Epomia not developed. Mesoscutum polished, notaulices well developed. Mesopleurum polished. Prepectal carina about to the middle of hind margin pronotum. Propodeum with strong apical transverse carina. Median longitudinal carinae present. Front wing with large areola. Nervellus intercepted about in the middle, discoidella present. Legs including front and middle coxae yellow. Hind coxae reddish brown. Hind femur reddish, stout, index 4.1. Gaster: first segment rather short and stout, index 1.5, coriaceous, median dorsal carinae only present at base. Base of second tergite coriaceous, hind margin orange yellow. Third tergite orange-yellow. Ovipositor upcurved, about the length of front tibia beyond apex of abdomen.

Characteristics of a paratype male: Labels: Lousberg 27. X. leg. Förster. Front wing 4.5 mm. Postannellus 3.6 as long as wide. Median dorsal carinae of first tergite not clear. Second and third tergites with apical margins yellow. Spot of yellow and apical margin yellow on fourth tergite.

Material examined. – Germany: ♀, Lousberg 25. X (paratype Aubert); ♀, Lousberg 27. X (paratype Aubert); ♀, no locality label; ♂, Lousberg 27. X (paratype Aubert); ♂, no locality label. All specimens from Förster collection, München; ♂, Oberbayern, Garmisch, Kreuzeckweg, 1100–1200 m, 28. VIII. 1935 (coll. E. Bauer, München); ♂, Oberbayern, Ellmau, 1050 m, 2. IX. 1935 (coll. E. Bauer, München). Italia: ♂, St. Peter (Ahrntal), Prov. Bolzano, 1270 m, D 25. VIII. 1967 (coll. Haeselbarth).

*Entypoma suspiciosum* (Förster)

*Entelechia suspiciosa* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 111
*Bassus remotus* Marshall, 1896, Hymenoptera from Lapland, Entomologist's Rec. J. Var. **8:** 296 (sec. M. G. Fitton)
*Entelechia suspiciosa:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2179
*Cylloceria suspiciosa:* AUBERT, 1968, Bull. Soc. Linn. Lyon **37:** 137

Characteristics of the holotype: Labels: Aachener Wald 8. VI. coll. Förster. Holotype label Zool. Staatss. München. Male. Front wing 3.7mm. Maxillary palpi long, reaching beyond front coxae. Antennae missing. Groove between face and gena absent. Thorax black. Front wing without areolet. Nervellus inclivous, intercepted. Legs including coxae yellow. Hind femur somewhat fuscous, 4.4 as long as wide. Glymma present. Apex of first sternite in front of the middle. Second, third and fourth tergite with apical margins yellow.

Description of the female. Front wing 4.0–4.2 mm. Head black. Eyes small, not converging. Malar space broad, somewhat less than 0.7 of width eye. Clypeus about 1.3 as wide as long. Face with rather long hairs. Base of antenna yellow. Postannellus 3.7 as long as wide. Notaulices rather strong, reaching center of mesoscutum. Front wing without areolet. Nervellus inclivous, intercepted and with discoidella. Propodeum with all longitudinal carinae and apical transverse carinae present. All coxae and most of the legs yellowish brown. Hind femur 4.0–4.5 as long as wide. Close fringe on apex of hind tibia. First tergite about 1.3 as long as wide, coriaceous. Glymma present. About 0.5 of second tergite coriaceous and fuscous. Following tergites polished. Third and fourth tergite yellow. Ovipositor upcurved, about the length of middle femur beyond apex of gaster.

The male closely resembles the female. Front wing 4.2–4.4 mm long.

Material examined. – Germany: ♂, holotype, Aachener Wald, 8. VI (coll. Förster, München); ♂, Goslar a. H., Haldenstieg, 5. VI. 1945 (coll. E. Bauer); 2♂, Goslar a. H., 30. VI. 1946 and 10. VII. 1946 (coll. E. Bauer); ♀, Blankenburg Thüringen, leg. Schmiedeknecht (all three coll. Bauer, München) ♂, Erdling, 4. VII. 1971 (coll. Haeselbarth). Netherlands: the following specimens are all from Asperen (prov. of Zuid-Holland) (coll. Zwakhals): 7♂, 22. VI., 5. VII., 18. VII. 1972; 17. VI., 29. VI., 5. VII., 12. VII. 1973; 18♀, 18. VI., 25. VI., 28. VI., 2. VII., 5. VII., 15. VII., 28. IX. 1972; 8. VI., 17. VI., 20. VI., 23. VI., 29. VI., 6. X. 1973.

## Genus *Allomacrus*

*Allomacrus* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 177
*Sibiriakoffia* Holmgren, 1881, Novas species insectorum cura et labore A. E. Nordenskiöldii e Novaia Semlia coarctorum: 13
*Allomacrus:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1281
*Allomacrus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2167
*Allomacrus:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 190

*Allomacrus arcticus* (Holmgren)

*Sibiriakoffia arctica* Holmgren, 1881, Nov. sp. ins A. E. Nord. Nov. Seml.: 13
*Allomacrus pimplarius* Thomson, 1888, Opusc. ent **38** (Fasc. 12): 1282

Characteristics of the lectotype of *Allomacrus pimplarius* Thomson: Labels: Esp. Lectotype label Townes, 1958. Female. Front wing 4.8 mm. Palpi, mandibles, labrum and clypeus yellow. Clypeus 3.0 as wide as long. Malar space broad, reaching width of scape. Epomia weak. Notaulices weak, reaching to center of mesonotum. Mesopleurum polished. Prepectal carina running to middle of hind margin pronotum. Propodeum coriaceous. Median longitudinal and pleural carinae defined. Front wing without areolet. First tergite 0.8 as wide as long, coriaceous, rather convex, with a glymma. The spiracle at 0.36 of length segment, dorsolateral carina strong. Second tergite weakly coriaceous, following tergites more polished. Ovipositor long, somewhat upcurved, 0.4 of length front wing.

Description of the female. Front wing 4.0–4.8 mm. Head black. Palpi, mandibles and clypeus yellowish brown. Clypeus 3.0 as wide as long. Malar space about as wide as base of mandible. Yellow spots between antennal socket and eye margin. Frons polished. Thorax black. Dorsal top of pronotum yellow. Mesoscutum polished, with short adpressed hairs. Tegulae yellow. Notaulices developed to about center of mesoscutum. Mesoscutum strongly convex. Front wing without areolet, nervulus distad of basal vein. Nervellus inclivous, intercepted, discoidella defined. Propodeum with irregular sculpture, indication of median longitudinal carinae and petiolar area defined. Legs slender, yellowish brown, including coxae. Hind femur 5.3 as long as wide. Gaster brownish black. First tergite 0.6–0.7 as wide as long, glymma present, spiracle at 0.40 of length. Median dorsal carinae indistinct. The first three tergites coriaceous. Tergites five, six and seven with yellow apical margin. Ovipositor upcurved, 0.35 of length front wing.

Description of the male. Front wing 4.7–5.4 mm. Head black with broad yellow spots along the inner orbits of eyes, only central part of face black. Palpi, clypeus and mandibles yellowish. Clypeus 2.6 as wide as long. Malar space slightly narrower than width of mandible. Face with subadpressed whitish hairs. Thorax black. Dorsal top of pronotum yellow. Mesoscutum polished, with adpressed hairs. Tegulae yellow. Notaulices developed towards centre. Mesoscutum strongly convex. Front wing without areola. Nervulus distad of basal vein. Nervellus inclivous, intercepted, discoidella present. Propodeum with irregular sculpture, median longitudinal carinae present, petiolar area defined. Legs slender, yellow, including coxae. Index hind femur 5.0. Hind tibia long and slender, almost reaching length of thorax. Gaster brownish black. First tergite 0.5–0.6 as wide as long, glymma present, spiracle at 0.46 of length. Median dorsal carinae indistinct. The first three tergites coriaceous.

Material examined. – Germany: ♀♂, Blankenburg, Thüringen, Schmiedeknecht (with his label of identification) (coll. E. Bauer, München); ♀, Oberbayern, Ellmau, 1050 m, 5. VIII. 1949 (coll. E. Bauer, München); ♀♂, Lippoldshausen, A 20. V. 1967 (coll. Haeselbarth); ♂, Oberbayern, Umg. Andechs, 16. VI. 1973 (coll. Haeselbarth). Sweden: ♀, ,,Esp.“ Lectotype label Townes, 1958 (coll. Thomson, Lund; ♀♂, Haig (?), label *pimplarius* (coll. Thomson, Lund).

## Genus *Apoclima*

*Apoclima* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 171
*Apoclima:* FÖRSTER, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 97, ♂
*Apoclima:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 29): 2263–2264
*Apoclima:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae, Part **4:** 191

### *Apoclima signaticorne* Förster

*Apoclima signaticorne* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 98, ♂
*Apoclima signaticorne:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 138, ♂
*Apoclima signaticorne:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 29): 2264, ♀♂

Characteristics of the holotype: Labels: Aachen. Holotype label of the present author. Male. Front wing 3.2 mm. Clypeus rather convex. Anterior tentorial pits open. Face below the antennae somewhat convex. Malar space wide. Greater part of antennae missing. Pedicel large. Postannellus 3.7 as long as wide. Third flagellar segment narrowed, proximally with a small tooth and bristle. Fourth flagellar segment proximally somewhat narrowed. Occiput concave, occipital carina medially widely interrupted. Epomia weak. Mesoscutum mostly polished, somewhat coriaceous in the center. Notauli long. Propodeum with carinae rather obsolete, areola not defined, costula not present. Front wing without areolet. Legs including coxae yellow. First tergite wide and short. Apex of sternite in front of the middle. Spiracle in front of the middle. Glymma present. Median dorsal carinae not reaching spiracle. Second tergite proximally coriaceous, apical part polished.

Description of the female: Labels: Wiesen, Spessart, 22.VII.1961, leg. Haeselbarth. Front wing 3.4 mm. Head black, palpi whitish. Maxillary palp long, reaching to base of trochanter, apical segment long and slender. Mandibles closed, but in the male specimen both teeth are sharp and about of the same length. Lower tooth turned inward. Clypeus polished, convex, 3.25 as wide as long, proximally with a row of widely placed setae. Anterior tentorial pits open. Face coriaceous, somewhat convex above clypeus, with suberect hairs. Malar space about as wide as half the diameter of eye. Occipital carina broadly interrupted dorsally, meeting oral carina somewhat beyond mandibular base. Postocciput rather concave. Gena broad, polished with suberect setae towards genal carina. Scape ovate, apical truncation rather strong. Pedicellus large. Flagellum slender. Postannellus 4.0 as long as wide. Frons weakly coriaceous. Thorax black. Mesoscutum coriaceous. Notauli strong on front margin, obsolescent towards center. Scutellum rather convex, polished, with carina to about half its length. Propodeum coriaceous, with pleural and median longitudinal carinae present. Petiolar area defined. Prepectal carina not reaching to pronotal margin. Mesopleurum somewhat coriaceous to polished. Postpectal carina not present. Front wing without areolet. Portion of cubitus between intercubitus and second recurrent vein 0.36 as long as second recurrent vein. Nervellus vertical, intercepted below the middle. Front part of discoidella defined. Legs including coxae light brown. Fringe on hind tibia little developed. First tergite 1.4 as long as wide, coriaceous. Glymma weakly defined. Median dorsal carinae short, not reaching spiracle. Hind end of first sternite in front of spiracle. Spiracle at 0.32 of length. Basal half of second tergite coriaceous, apically polished and with a light

brown band. Epipleurum of second tergite separated by a crease. Ovipositor about the length of hind tibia, apex somewhat upcurved. No dorsal notch present, but tip acuminate.

Characteristics of the male. Front wing 3.5 mm. Labels: Wiesen, Spessart, 22. VII. 1961, leg. Haeselbarth. I refrain from giving a full description as the characters of the male agree with those of the female.

Apical half of third flagellar segment narrowed, fourth segment proximally narrowed. Weak tooth and bristle present.

Material examined. – Germany: ♂, holotype, Aachen (coll. Förster, München); ♀, Wiesen, Spessart, 22. VII. 1961; ♂, Wiesen, Spessart, 22. VII. 1961 (both coll. Haeselbarth).

## Genus *Cylloceria*

*Cylloceria* Schiødte, 1838, Rev. Zool. Soc. Cuvierienne **1:** 140
*Lampronota:* THOMSON, 1877, Opusc. ent. **27** (Fasc. 8): 732–777
*Lampronota:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **37** (Fasc. 12): 1202–1265
*Lampronota:* STROBL, 1901, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **38:** 36–38
*Lampronota:* SCHMIEDEKNECHT, 1907, Opusc. Ichneum. **3** (Fasc. 17): 1332–1335
*Cylloceria:* VIERECK, 1914, Type Species of the Genera of Ichneumon Flies, U. S. Nat. Mus. Bull. **83:** 40
*Cylloceria:* MUESEBECK, Krombein & Townes, 1951, Hymenoptera of America North of Mexico, Agric. Monogr. **2:** 342
*Cylloceria:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turkuensis A, **II** (34): 101–102
*Cylloceria:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 192

Remark. – In the genus *Cylloceria* two Fabrician names have been in use, viz. *Ichneumon accusator* Fabricius, 1793 and *Ichneumon nunciator* Fabricius, 1793. Through kindness of Dr. Børge Petersen in Copenhagen I had the opportunity to study the type material of these two species. The only two type specimens of *I. accusator* proved to be a *Lissonota* species. There are no less than 8 specimens under *I. nunciator.* Three specimens were sent to me and they turned out to be two Braconidae and one *Glypta* species (Banchinae). According to PETERSEN the other specimens present do not come into consideration. Both FABRICIAN names have to be omitted from the Oxytorinae.

### Key to the species
### Females
(female of *C. suerinensis* unknown)

1. Frons with rough sculpture. Nervellus intercepted below the middle, upper part strongly inclivous, lower part reclivous. Dorsolateral carina of tergite one developed to spiracle. First tibia rather inflated, 5.4 as long as wide. Second to fourth tergite orange, polished. Proximal half of second tergite with some rough longitudinal striation on lateral parts. Ovipositor about the length of hind tibia.
   *C. langei* (Brauns) (page 101).

– Frons polished, not this combination of characters . . . . . . . . . . . . . . . 2

2. Head and mesoscutum polished, without punctures. Mandibles and clypeus yellow. Hind femora fuscous. Nervellus strongly inclivous, intercepted deeply below the middle (cf. STROBL).

*C. alpigena* (Strobl) (page 100).

– Mesoscutum with punctures. Clypeus not yellow . . . . . . . . . . . . . . . 3

3. All coxae, front and middle femora and tibiae orange. Hind tibiae and tarsi fuscous.

*C. caligata* (Grav.) (page 100).

– All coxae fuscous . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4

4. Lateral longitudinal and median longitudinal carinae weakly developed. Third and fourth tergite in proximal half with longitudinal striation. Part of upper valve of ovipositor between tip and notch about the length of third tarsal segment of hind leg (Fig. 2).

*C. striolata* (Hellén) (page 103).

– Lateral longitudinal and median longitudinal carinae strongly developed . . 5

5. Ovipositor longer than gaster, ratio length gaster and ovipositor 5.5–6.5.

*C. melancholica f. altior* (Heinr.) (page 107).

6. Proximal part of tergite two coriaceous, apical part polished. All following tergites polished. Gaster from apical half of tergite two orange.

*C. fusciventris* (Hellén) (page 104).

– Tergites from tergite two and further coriaceous. Towards tergite four or five more polished. Tergites fuscous in *C. melancholica* f. *melancholica* and more orange in *C. melancholica* f. *marginator.*

*C. melancholica* (Grav.) (page 105).

## Males

Remark. I have not seen the male of *C. langei.* Males of *C. alpigena* and *C. melancholica* f. *altior* unknown.

1. Frons with rough sculpture.

*C. langei* (Brauns) (page 101).

– Frons polished . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2

2. All coxae, front and middle femora and tibiae orange.

*C. caligata* (Grav.) (page 100).

– All coxae fuscous . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3

3. Flagellar segments four and five weakly notched. Third and following tergites polished.

*C. suerinensis* (Brauns) (page 103).

– Flagellar segments three and four deeply notched . . . . . . . . . . . . . . . . 4

4. Lateral longitudinal and median longitudinal carinae weakly developed. Third tergite proximally with weak longitudinal striation, towards apex more polished.

C. *striolata* (Hellén) (page 103).

– Lateral longitudinal and median carinae strong. Third tergite without or with weak striation . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5

5. Tergite two coriaceous with some longitudinal striation. Tergite three proximally with some coriaceous sculpture, apical part polished. Following tergites polished. Gaster from apical half of tergite two orange.

C. *fusciventris* (Hellén) (page 104).

– Gaster from tergite two and further coriaceous, more polished beyond tergite four. Gaster fuscous in C. *melancholica* f. *melancholica*, more orange brown in C. *melancholica* f. *marginator*.

C. *melancholica* (Grav.) (page 105).

### *Cylloceria alpigena* (Strobl)

*Lampronota alpigena* STROBL, 1901, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **38:** 37, 2♀

Characteristics of the lectotype: Labels: Styriae alp, Strobl (an original label). Lectotype label of the present author. Female. Front wing 4.7 mm. Palpi brown. Mandibles yellow, teeth brown. Lower tooth slightly shorter and narrower. Clypeus flat, brownish, about 3× as wide as long. Face polished, laterally with subadpressed hairs. Frons polished, towards eye margin with short adpressed hairs. Gena polished, with subadpressed hairs. Antenna rather short, about 0.8 of length front wing. Nervellus inclivous, intercepted low, discoidella present. Pronotum finely coriaceous, epomia weak. Mesoscutum polished, notauli present, but weak. Scutellum polished, rather convex. Propodeum coriaceous, with median longitudinal carinae well defined. Mesopleurum polished, prepectal carina present, reaching to about the middle of pronotal hind margin. Legs, including coxae brown. Gaster with first two tergites fuscous and coriaceous, following tergites more polished and brown, narrow hind margin yellow. Spiracle of first segment at 0.5 of length. Dorsolateral carina strong, median dorsal carina not defined, some indication of longitudinal sculpture present. Ovipositor about 0.46 of length front wing.

Material examined. – Austria: ♀, lectotype, Styriae alp, Strobl (Hochalpenwiesen des Natterriegel bei Admont 26. VII); ♀, paralectotype, Styriae alp, Strobl (both CDCS).

### *Cylloceria caligata* (Gravenhorst)

*Phytodietus caligatus* Gravenhorst, 1829, Ichneum. Europ. **2** (2): 936, ♀♂
*Phytodietus niger* Gravenhorst, 1829, Ichneum. Europ. **2** (2): 935
*Cylloceria caligata:* SCHIØDTE, 1839, Mag. Zool (2) **1:** 25
*Cylloceria nigra:* SCHIØDTE, 1839, Mag. Zool. (2) **1:** 23, ♂
*Lampronota caligata:* SCHMIEDEKNECHT, 1907, Opusc. Ichneum. **3** (Fasc. 17): 1334
*Cylloceria nunciator:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turk. A, **II,** 34: 102
*Lampronota crenicornis:* FITTON, 1976, Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.) **32** (8): 323

Characteristics of the female: Front wing 5.7–8.0 mm. Palpi brown to whitish. Mandibels reddish brown, upper tooth 3× as wide as lower. Clypeus below margin impressed. Face medially closely punctured to closely sculptured. Frons polished, vertex polished and punctured, with long subadpressed hairs. Gena polished, with short adpressed hairs. Pronotum with wrinkled sculpture to almost polished, epomia present. Mesoscutum with median lobe strongly convex, notauli deeply impressed. Propodeum with all longitudinal carinae strongly defined, petiolar area present but small. Sculpture of propodeum rough to transversely striated in lateral areas. Mesopleurum polished, with fine punctures and subadpressed hairs. Prepectal carina to about the middle of pronotal margin. Nervellus intercepted somewhat above the middle or in the middle. Legs including all coxae orange, except for fuscous hind tibia and tarsi. First tergite roughly sculptured, spiracles at about 0.36 of length. Tergites two and three coriaceous, apical tergites more polished. Ovipositor about the length of gaster without first segment.

Most of the male characters agree with those of the female. A full description is not given, only some conspicuous features are enumerated.

Characteristics of the male: Front wing 5.8–7.0 mm. Frons polished, with some irregular sculpture. Vertex somewhat impressed beyond hind ocelli. Gena broad, polished, with rather long hairs. Third flagellar segment apically and base of fourth with a deep circular notch. Prepectal carina reaching proximal side of subtegular ridge. All legs, including coxae orange, except for more brownish hind tibia and tarsi.

Material examined. – Belgium: ♀, Kalmhoutse heide, 17. VIII. 1969, coll. Zwakhals. Denmark: ♀♂, Nordsjol, ex coll. Schiødte, Zool. Mus. Copenhagen; ♂, *Cylloceria nigra* Schiødte, ex coll. Schiødte, Zool. Mus. Copenhagen, 27. VIII. 1958 (leg. David Townes) Townes. Eire: ♂, Beirne, Co. Kerry, 21. VII. 1943, Townes. Finland: ♂, Vaasa, 17. VIII. 1953, ♀, 25. VIII. 1955, *Cylloceria nunciator*: Jussila, coll. R. Jussila. Germany: 2♀, Glonn (Oberbayern), 14. VII. 1968, coll. Haeselbarth; ♀, Haag-Amper (Oberbayern), 27. VIII. 1947 (leg. Heinrich) Townes; ♂, Hamburg, Billewiesen, b. Trittau, VIII. 1945, Angelica (leg. Heinrich) Townes. Netherlands: ♀♂, Ede, 5. VIII. 1970; ♂, Ede, 12. VIII. 1970; ♀, Ede, 2. IX. 1970; ♂, Winterswijk, 20. VIII. 1974 (leg. van Aartsen); ♂, Overveen (N. Holl.), 15. VIII. 1974; ♂, Wassenaar, Zuydwyck, 18. VIII. 1962 (leg. Wagenaar); ♀, Udenhout (N. Br.), 1. VIII. 1969; ♀, Castelre (N. Br.), 29. VII. 1969 (all coll. Zwakhals); ♂, 2♀, Schayk (N. Br.), 29. VII. 1941 (leg. Teunissen) Townes; ♀♂, Oploo (N. Br.), 23. VII., 16. IX. 1947 (leg. Teunissen) Townes; ♀, Oisterwijk (N. Br.), 3. IX. 1941, Angelica (leg. Teunissen) Townes. Sverige: 50 specimens, Skåne, VII, VIII. 1969, Malaise trap (leg. Bo Svensson) Townes; ♂, Växjö, 20. VIII. 1958, 150 m (leg. David Townes) Townes; ♂, Lidingö (Stockholm), 27. VII. 1937, Townes. Switzerland: 3♂, Mülenen, 800 m, 19. VII. 1967, ♂, Mülenen, 800 m, 21. VII. 1967, coll. Zwakhals.

*Cylloceria langei* (Brauns)

*Lampronota langei* Brauns, 1905, Z. syst. Hymenopt. & Dipterol. **5**: 133, ♀♂
*Lampronota langei:* SCHMIEDEKNECHT, 1907, Opusc. Ichneum. 3 (Fasc. 17): 1335

Characteristics of a female: Labels: Grejsdal, 18. VII. 1916; *Lampronota langei* Brauns; Zool. Mus. Berlin (not a type specimen). Front wing 8.0 mm. Palpi brown. Base of mandible 2× as wide as apex, closely punctured. Upper tooth wider than lower,

polished. Mandible proximally with long suberect hairs. Malar space about as wide as mandibular base. Upper margin of clypeus convex, with erect long hairs, distal part rather strongly impressed, margin truncate. Face with close, subadpressed hairs, about 2.7 as wide as long (measured from clypeal base). Frons roughly sculptured. Vertex wide behind eye. Gena polished. Occipital carina closed. Postannellus 8.6 as long as wide, very slender. Following three segments also slender. Epomia very weak. Mesoscutum strongly convex. Notauli strong, meeting in center. Scutellum convex, lateral carina only in front corner. Propodeum roughly sculptured. Small petiolar area polished. Pleural, lateral longitudinal and median longitudinal carinae strong. Mesopleurum for the greater part polished, area around subtegular ridge with some rough longitudinal ridges. Prepectal carina defined to about the middle of pronotal margin, not reaching margin. Entire thorax with close, suberect hairs. Wings rather smoky. Areolet not present. Nervellus intercepted below the middle, upper part strongly inclivous, lower part reclivous. Discoidella strong. Front tibia rather inflated. Claws of all legs conspicuously strong, with slender long tips. Fringe of hind tibia short. First tergite roughly sculptured, median dorsal carinae strong in the center. Dorsolateral carina developed to spiracle. Ventrolateral carina rather well defined. Spiracle at about 0.3 of length. Hind margin orange. End of first sternite in 0.15 part of segment. Second to fourth tergite orange, polished. Second tergite with some longitudinal striation in proximal half. Ovipositor about the length of hind tibia beyond apex of gaster, somewhat upcurved, notch weak.

Characteristics of a male: Labels: Thüringen, Blankenburg, O. Schmiedeknecht S., 24515, *Lampronota marginator*, ex Berlin 1963. *Cyolloceria langei* (Brauns) det. van Rossem (coll. H. Townes, Ann Arbor). Front wing 6.2 mm. Palpi brown. Base of mandible 2× as wide as apex. Malar space as wide as mandibular base, coriaceous. Upper margin of clypeus convex with adpressed, long hairs. Distal part of clypeus rather impressed, margin truncate. Face coriaceous, with subadpressed hairs. Frons roughly sculptured. Vertex wide behind eye, medially impressed. Postannellus slender, 7.0 as long as wide. Mesoscutum with strong notauli, medially coriaceous, laterally more polished. Propodeum roughly sculptured, with all longitudinal carinae strong. Petiolar area small, half circularly in shape. Mesopleurum coriaceous. Prepectal carina not reaching the pronotal margin. Areolet not present. Discoidella strong. All coxae and trochanters fuscous. Femora, tibiae and tarsi orange to brownish. Claws of all legs conspicuous. First tergite with rough sculpture. Median dorsal carinae strong. Dorsolateral carina developed to spiracle. Spiracles robust, at 0.34 of length. Second to fourth tergite orange, polished.

Material examined: Germany (?): ♀, Grejsdal (?), 18. VII. 1916 (Zool. Mus. Berlin) DDR; ♂, Thüringen, Blankenburg (leg. O. Schmiedeknecht) (coll. H. Townes, Ann Arbor).

*Cylloceria suerinensis* (Brauns)

*Lampronota suerinensis* Brauns, 1905, Z. syst. Hymenopt. Dipterol. **5:** 133, ♂
*Lampronota suerinensis:* SCHMIEDEKNECHT, 1907, Opusc. Ichneum. 3 (Fasc. 17): 1334

Characteristics of the holotype: Labels: Schwerin; a blue rimmed label *Lampronota suerinensis* Brauns, Zool. Mus. Berlin. Male. Front wing 5.2 mm. Head missing. Pronotum polished, upper margin punctured, epomia weak. Mesoscutum polished, with robust punctures on median lobe and subadpressed hairs. Notauli strong, meeting in center. Scutellum polished, without lateral carina. Propodeum with all longitudinal carinae strongly developed. Mesopleurum polished, with widely placed punctures in proximal part. Prepectal carina running up to subtegular ridge, not reaching margin. Wings weakly smoky. No areolet present. Nervellus intercepted below the middle, discoidella strong. Legs sturdily built. Front femur 2.5 as long as wide, front tibia inflated. Middle femur 2.6 as long as wide. Hind femur 3.0 as long as wide, hind tibia inflated in apical part. All tarsi robust, especially the hind tarsi. Claws long and apically very slender. First tergite with rough sculpture, spiracles at 0.4 of length. Median dorsal, dorsolateral and ventrolateral carinae well defined. All following tergites polished, about 1.8 as wide as long.

Material examined. – DDR: ♂, Schwerin, Zool. Mus. Berlin (holotype).

*Cylloceria striolata* (Hellén)

*Lampronota melancholica* (Grav.) var. *striolata* Hellén, 1915, Acta Soc. F. Fl. Fenn. **40**, N6: 48, ♀♂
*Lampronota striolata* Hellén, 1937, Notul. ent. **17:** 12
*Cylloceria striolata:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turkuensis A, **II** (34): 101

Characteristics of a female: Labels: Suomi Inl Utsjoki, 10. VII. 1961, 3596, coll. R. Jussila. Front wing 7.6 mm. Palpi brown. Proximal half of mandibles widely punctured, teeth not clearly separated. Clypeus flat, fuscous, 2.0 as wide as long. Face 2.0 as wide as long, towards malar space polished, medial and upper part punctured. Frons impressed. Vertex polished, finely punctured. Occipital carina closed. Gena polished, as wide as eye. Antenna slender, postannellus 8.0 as long as wide, extremely long. Pronotum somewhat striately sculptured, epomia not defined. Mesoscutum polished, widely and finely punctured. Notauli defined to about the center. Scutellum somewhat convex, lateral carina developed to about the middle. Mesopleurum highly polished, prepectal carina present to about the middle of pronotal margin, not reaching margin. Propodeum closely and finely sculptured, carinae not developed. Front wing without areolet. Nervellus intercepted slightly below the middle. All coxae black, polished. Femora, tibiae and tarsi brownish reddish. First tergite without carinae, closely somewhat longitudinally sculptured, spiracle at 0.35 of length. Apex of first sternite at about 0.28 of length. Second tergite with fine sculpture, somewhat longitudinally proximally, towards apex more polished. Third tergite coriaceous proximally, polished towards apex. Following tergites polished, with very fine sculpture. Ovipositor long, about twice the length of hind tibia beyond apex of gaster. Fig. 2.

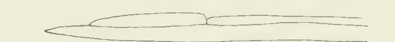


Fig. 2. Ovipositor tip of *Cylloceria striolata* (Hellén). After JUSSILA (1965).

Characteristics of a male: Labels: Suomi Inl Utsjoki, 14. VII. 1961, coll. R. Jussila, 3772, det. R. Jussila. Front wing 8.1 mm. Greater part of mandible with strong punctures and long hairs, upper tooth wider. Clypeus flat. Vertex broad. Gena polished, widely punctured. Postannellus slender, 8.0 as long as wide. Apex of third flagellar segment and base of fourth with deep semicircular notch. Pronotum with wrinkled sculpture, epomia not defined. Mesoscutum polished, widely punctured, notauli strong. Propodeum closely sculptured, with pleural and weak lateral longitudinal and median longitudinal carinae. Mesopleurum polished, widely and finely punctured, some longitudinal striation below subtegular ridge. Prepectal carina to about the middle of pronotal margin. Nervellus intercepted slightly below the middle. Coxae polished, with close subadpressed hairs, especially the middle. First tergite closely and roughly sculptured, spiracles at 0.36 of length. Median dorsal carinae only proximally indicated. Third and fourth tergites proximally with some longitudinal sculpture.

Material examined. – Finland: ♀, Suomi, Inari Lapland, Utsjoki, 10. VII. 1961, 3596; ♂, ib. 14. VII. 1961, 3772, coll. R. Jussila.

*Cylloceria fusciventris* (Hellén)

*Lampronota fusciventris* Hellén, 1940, Enumeratio insectorum Fenniae II, Hymenoptera **2**, Terebrantia. Helsinki

*Cylloceria fusciventris:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turkuensis A, **II** (34): 102

Characteristics of a male: Labels: Hoi: Eidfjord 880 m, Norge, 21. VII. 1967, coll. Jussila; det. Jussila. Front wing 6.5 mm. Head black. Palpi yellowish brown. Clypeus flat, 2.2 as wide as long. Face about 2.1 as wide as long. Ocelli somewhat elevated above level of vertex. Gena polished, with rather long subadpressed hairs. Postannellus slender, 7.0 as long as wide. Apex of third flagellar segment and base of fourth with a deep, semicircular notch. Pronotum dorsally with irregular sculpture. Mesoscutum polished, with strongly developed notauli, meeting in center. Scutellum without lateral carina. Propodeum with all longitudinal carinae defined, lateral areas with transverse striation. Most of the mesopleurum polished, prepectal carina to about the middle of pronotal margin. Nervellus intercepted slightly above the middle. All coxae fuscous. First tergite fuscous, roughly sculptured, median dorsal carinae developed to about 0.6 of length. Spiracles at 0.3 of length. Second tergite reddish, coriaceous and with longitudinal striation. Following tergites reddish to orange, for the greater part polished.

Characteristics of a female: Labels: Suomi, Lappland, Enontekiö, 7. VII. 1974, coll. C. J. Zwakhals. Front wing 6.2 mm. Palpi brown. Upper tooth of mandible wider than lower. Clypeus about 2.2 as wide as long, somewhat impressed. Face and malar space coriaceous to slightly more rough sculpture. Vertex and gena polished with rather closely implanted, subadpressed hairs. Proximal flagellar segments slender, postannellus 9.0 as long as wide. Pronotum with irregular sculpture, epomia present. Mesoscutum with strong notauli, meeting in center and with subadpressed hairs. Propodeum with all longitudinal carinae, roughly sculptured. Mesopleurum polished, prepectal carina to about the middle of pronotal margin. Nervellus intercepted somewhat above the middle. Hind coxae ventrally with shallow punctures. First tergite, except for the medial apical margin, with regular rough sculpture, spiracles at 0.4 of length, fuscous. Second tergite proximally coriaceous, apical half orange brown. Following tergites orange brown, polished. Ovipositor about the length of gaster beyond apex of abdomen.

Material examined. – Finland: ♀, Suomi, Lappland, Enontekiö, 7.VII.1974, coll. Zwakhals. Norge: ♂, Hoi: Eidfjord, 880 m, 21.VII.1967, coll. Jussila.

*Cylloceria melancholica* (Gravenhorst)

*Ichneumon melancholicus* Gravenhorst, 1820, Monographia ichneumonum Pedemontanae regionis. Mém. Acad. Sci. Torino **24:** 372, ♂
*Cylloceria nigra:* SCHIØDTE, 1839, Mag. Zool. (2) **1:** 23, ♀ (a male specimen belongs to *C. caligata)*
*Lampronota melancholica:* SCHMIEDEKNECHT, 1907, Opusc. Ichneum. **3** (Fasc. 17): 1333
*Cylloceria melancholica:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turk. A, **II,** 34: 101
*Lampronota fracticornis:* FITTON, 1976, Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.) **32** (8): 334, ♀

Remark. – From my investigations of two SCHIØDTE specimens of *Cylloceria marginator* Schiødte I infer the conclusion that these represent a form of *C. melancholica,* perhaps a geographical subspecies.

Characteristics of the lectotype of *Ichneumon melancholicus:* Labels: a green tag (original?) with hyroglyph. Lectotype label of TOWNES 1964. Male. Front wing 7.0 mm.

Head black. Mandibles and clypeus reddish brown. Upper margin of clypeus convex, medial and apical part somewhat impressed and polished. Antennal scrobes large, rather impressed, polished, reaching upto median ocellus. Vertex somewhat impressed beyond ocelli. Occipital carina weakly arched upward. Antenna of body length, postannellus 6.5 as long as wide. Apex of third flagellar segment with a notch, another in base of fourth. Mesoscutum with strong notauli, with close and rather rough punctures. Propodeum roughly sculptured, with median dorsal and pleural carinae present. Petiolar area indicated. Entire thorax with close, rather long hairs. Front wing without areolet. Nervellus intercepted in the middle. All coxae fuscous. Legs yellowish orange. Hind tibia orange. First tergite 1.7 as long as wide, with rugulose sculpture, basally with very weak indication of median dorsal carinae. Following tergites coriaceous. Gaster fuscous.

Description of the female: Front wing 6.7–7.4 mm. Palpi brown. Mandibles brown, upper tooth slightly wider. Base of mandible slightly wider than malar space, apex 0.5 the width of base. Lower margin of mandible flange like. Clypeus 2.6 as wide as long, basal 0.3 sculptured, remaining part polished and somewhat impressed. Face roughly sculptured. Frons impressed, for the most polished, taken up by antennal scrobes. Postannellus 7.6–9.5 as long as wide. Occipital carina closed. Gena as wide as eye, polished. Thorax black. Epomia present. Pronotum with a regular pattern of somewhat circularly arranged wrinkles. Median lobe of mesoscutum strongly convex, notauli developed as deep sutures. Propodeum with rough sculpture, median longitudinal, lateral longitudinal, pleural carinae and petiolar area defined. Front wing without areolet. Nervellus intercepted somewhat above the middle. Discoidella strong. Prepectal carina to about the middle of pronotal hind margin. Immediately beyond prepectal carina a zone of longitudinal wrinkles and punctures. Coxae brownish to black. Hind coxa coriaceous. Legs orange, hind tibia brownish. First tergite fuscous, 1.5 as long as wide, with close, rough sculpture, no traces of carinae. Following tergites fuscous, with coriaceous sculpture. Hind margins of tergites two to five brownish. Ovipositor about the length of gaster.

Description of the male: Front wing 5.4–7.5 mm. Apex of third flagellar segment with a notch, another in base of fourth. Further characters conform the female. Hind tibia in some specimens orange.

Material examined. – ♂, the Gravenhorst lectotype, no labels (TOWNES, 1964) Wrocław. Austria: ♂, Scheffau, Tirol, 800 m, 25. VII. 1958 (leg. David Townes) Townes; ♀, Steiermark, 1500 m, 1. VIII. 1950, Kalbling (leg. Heinrich) Townes; ♂, Steierm. 1400 m, 13. VIII. 1950, Kalbling (leg. Heinrich) Townes; ♂, Steierm. Admont, Kaiserau, 1200 m, 30. VI. 1950 (leg. Heinrich) Townes; 3♀, Allgäu, 1100 m, Osterach Tal, 1–15. VII. 1949 (leg. Heinrich) Townes. Czechoslovakia: ♀, Starkoc, Boh. VII. 1961 (leg. Maček) Townes. DDR: ♂, Schwerin VII (ex Berlin) Townes; ♀♂, Eberswalde, 5–6. VII. 1964 (leg. Townes) Townes. Denmark: ♀, *Cylloceria nigra*: Schiødte, ex coll. Schiødte; København. Eire: ♂, Beirne, Co. Kerry, 5. VIII. 1940, Townes. Finland: 2♂, Helsinki, 14. VIII. 1968 (leg. H. & M. Townes) Townes. France: 3♂, Col du Loutarat, 2000m (H. Alpes), 30. VII. 1971; ♂, Briancon, 1400 m (H. Alpes), 1. VIII. 1971 (coll. Zwakhals). Germany: ♂, München, Forstenrieder Park, 10. VIII. 1958 (coll. Haeselbarth); ♀, Hann. Münden, B. 11. VII. 1967 (coll. Haeselbarth); ♂, Lippoldshausen, B/20. V. 1967 (coll. Haeselbarth); ♀, Wiershausen, 18. VI. 1966 (coll. Haeselbarth); ♂, Schliersee, Byn 750 m, 29. VII. 1958 (leg. David Townes) Townes; 2♂, 2♀ Hamburg, Hahnheide b. Trittau, V., 5. VII. 1946 (leg. Heinrich) Townes. Italia: ♂, Sarntal (Bolzano), 1250 m, 22. VI. 1976 (coll. Zwakhals); 2♂, St. Peter, Ahrntal, Südtirol, 2200 m, K/26. VIII. 1967 (coll. Haeselbarth); 39 specimens, Pizzighettone, V. VI. VII. 1973 (leg. Franco Frilli) Townes; ♀, Pizzighettone, 23. IX. 1973 (leg. Franco Frilli) Townes; 2♂, Naturns, 500–1000 m, 13.–15. VII. 1958 (leg. David Townes) coll. Townes; 7♂, Franzensfeste, 1000 m, 6–8. VII. 1958 (leg. David Townes) coll. Townes. Netherlands: 4♀, 4♂, Ede, VII, VIII. 1970 (coll. Zwakhals); ♂, Den Dolder (Utr.), 12. V. 1946 (leg. Verhoeff) Townes; 8♂, Asperen (Z. H.), VII. 1972 (coll. Zwakhals); ♂, Venlo, 18. VII. 1975 (leg. van Aartsen) (coll. Zwakhals); 4♂, 2♀, Venlo, V, VI, VII, VIII. 1942 (leg. Teunissen) coll. Townes; ♂, Schayk (N. Br.), 22. VII. 1943 (leg. Teunissen) Townes. Sverige: 38 specimens, Skåne, VII–VIII. 1969, Malaise trap (leg. Bo Svensson) coll. Townes; 9 specimens, Ljungby, 17. VIII. 1958, 150 m (leg. David Townes) coll. Townes; 3♀, Messaure, 13. VII.–18. VIII. 1972 (leg. K. Müller) Townes; ♂, Gammalsäter fjället, 770 m, Dalarna, Transtrand, 1976 (coll. van Rossem); ♂♀, Torne Tr. (Lapland) (leg. Malaise) (det. Roman) Townes. UdSSR: ♂, Moscow, 14. VI. 1964 (leg. H. Townes) coll. Townes.

### *Cylloceria melancholica* f. *marginator* Schiødte

*Cylloceria marginator* Schiødte, 1839, Mag. Zool. (2) **1**: 24, ♀♂

Characteristics of a female from Schiødte's collection: Labels: ♀, Nordsjol; Danmark ex coll. Schiødte; Zool Mus. København. Front wing 7.4 mm. Postannellus 7.4 as long as wide. Occipital carina slightly dipped dorsally. Epomia present. Pronotum with a regular pattern of somewhat circularly arranged ridges. Mesoscutum with close punctures, deep and long notauli. Medial lobe strongly convex. Propodeum with rough sculpture, median longitudinal, lateral longitudinal, pleural carinae and petiolar area present. Front wing without areolet. Nervellus intercepted somewhat above the middle. Discoidella strong. Prepectal carina to about the middle of pronotal hind ridge. Mesopleu-

rum with a zone of strong punctures beyond prepectal carina, reaching to about the middle. Coxae brown. Hind coxa coriaceours. Legs orange, hind tibia brownish. First tergite black, 1.5 as long as wide, with close, rough sculpture, no trace of carinae. Following tergites brown, with fine coriaceous sculpture. Hind margin of tergites two to five yellowish. Ovipositor rather curled, but about as long as gaster.

Characteristics of a male specimen from Schiødte's collection. Labels: ♂, Nordsjol; Danmark ex coll. Schiødte; Zool. Mus. København. Front wing 7.0 mm. Apex of third flagellar segment with a notch, another in base of fourth. Further characteristics conform the female. Hind tibia orange. Gaster brownish. Hind margins of tergites not yellowish.

Material examined. – Denmark: ♀♂, Nordsjol (coll. Schiødte) København; 2♀, 2♂, Danmark, ex coll. Schiødte, Townes. Eire: ♀, Beirne, Co. Wicklow, 22. VIII. 1940 Townes. France: 2♀, Briancon (H. Alpes), 1. VIII. 1971 (coll. Zwakhals). Germany: ♂, Glonn (Oberbayern), Heidelbeere, 27. VI. 1971 (coll. Haeselbarth); ♀, Hamburg (Rissen), 14. VII. 1945 (leg. Heinrich) Townes. Sverige: 2♀, 2♂, Forsakar, Skåne, 7–8. VI. 1964 (leg. M. Townes & C. West) Townes; ♂, Ljungby, 17. VIII. 1958, 150 m (leg. David Townes) Townes. No locality: ♀, coll. H. Rhd Townes; ♀, leg. Heinrich Townes.

*Cylloceria melancholica* f. *altior* (Heinrich)

*Chalinoceras altior* Heinrich, 1953, Bonn. Zool. Beitr. **4** (1–2): 151–152

Characteristics of the lectotype. Labels: Stm., Kreuzkogel, Südhang 1800 m, 2. VIII. 1950, leg. G. Heinrich, coll. H. Townes, Type nr 54. Female. Front wing 6.9 mm. The specimen agrees with *C. melancholica*, except for the longer ovipositor. The ratio of the ovipositor with the length of gaster is 6.5:5.5 (5.5:5.5 in *C. melancholica* f. *melancholica)*. The other characters given by HEINRICH are not tenable when compared with a series of *C. melancholica*.

Material examined. – Austria: ♀, lectotype and ♀ paralectotype, Steiermark, Kreuzkogel, Südhang 1800 m, 2. VIII. 1950 (leg. G. Heinrich) Townes. Netherlands: ♀, Venlo, 1. IX. 1942 (leg. Teunissen) Townes. Sverige (?): ♀, O. G., Hagl. 10. VII. Townes.

*Cylloceria simplicicornis* (Strobl) (species inquirenda)

*Lampronota simplicicornis* Strobl, 1901, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **38**: 37–38, ♂

Of the holotype of this species the gaster and the antennae are lacking. The head is damaged. The specimen is indeterminable. It has no label, but Prof. MORGE (Eberswalde) wrote me: ,,Die Art *Lampronota simplicicornis* Strobl ist als *'simplex m.'* etikettiert. Das Exemplar ist aber zweifellos der Typus; denn es gibt auch nach Strobls handgeschriebenen Hauptkatalog nur dieses eine Exemplar von dieser Art".

## Genus *Aniseres*

*Aniseres* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 92
*Aniseres:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 138
*Aniseres:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 29): 2244
*Aniseres:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 193
*Aniseres:* AUBERT, 1977, Spixiana **1** (2): 148

Remark. Of *Aniseres lubricus* I have only seen the male holotype. The species de scribed by STROBL *(Aniseres subalpinus)* is placed under *Pantisarthrus.*

### Key to species

1. Scapi touching. Clypeus about 2.5 as wide as long, not protruding.
*A. pallipes* Först. (page 108).
– Scapi widely separated. Clypeus square, rather convex, apical margin strongly protruding.
*A. lubricus* Först. (page 109).

### *Aniseres pallipes* Förster

*Aniseres pallipes* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 93
*Aniseres pallipes:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 29): 2245
*Aniseres pallipes:* AUBERT, 1977, Spixiana **1** (2): 148

Characteristics of the lectotype: Labels: Aachen. Lectotype AUBERT, 1977. Male. Front wing 4.0 mm. Clypeus 2.5 as wide as long. Anterior tentorial pits not pronounced as in *A. lubricus.* Face polished, somewhat convex. Antennal sockets not so widely separated as in *A. lubricus,* but slightly elevated. Postannellus shorter than following segment. Frons less pronounced as in *A. lubricus.* Lateral ocelli on the edge of vertex. Thorax polished, black. Legs yellow. Part of cubitus between intercubitus and second recurrent vein 0.66 of recurrent vein. Discoidella not present. Nervellus not intercepted. Scutellum without closed carina. Propodeum with median longitudinal carinae present. Apical transverse carina strong. First gastral segment with glymma. Spiracles in front of middle. Second segment with apical margin yellow. Tergites three, four and five yellow.

Description of the male: Front wing 3.6–4.0 mm. Palpi white. Mandible whitish, lower tooth shorter. Clypeus convex, somewhat protruding, apical margin slightly curved in. Face and clypeus polished, with widely placed rather long hairs. Antennal sokkets slightly elevated, scapi touching. Postannellus very short, almost square, shorter than following segment. Tyloids lacking. Frons, vertex, temple and gena polished. Pronotum polished, epomia present. Mesoscutum polished, notauli short and weak, with a carina on dorsal side. Scutellum convex, polished. Propodeum with no basal transverse carina. Median longitudinal carinae proximally weak. Apical transverse carina strong. Part of cubitus between intercubitus and second recurrent vein about 0.5 of recurrent vein. Intercubitus almost obsolete. Nervellus not intercepted. Discoidella obsolete. Legs, including coxae yellow. Hind tibia slightly inflated, with rather strong

setae. First tergite somewhat hunched, median dorsal carinae almost to apex. Glymma present. Following tergites polished. Second tergite with yellow apical margin. Third tergite yellow.

Description of the female. Front wing 4.0 mm. Characters of head similar to those of male. Postannellus about as long as following segment. Characters of thorax corresponding with male. Spiracle of first segment of gaster at about 0.4 of length. Hind end of first sternite in front of spiracle. First tergite medially raised. Gaster beyond segment three strongly compressed. Ovipositor long, about 0.4 of length of front wing, tip long and slender, without notch.

Material examined. – Germany: ♂, lectotype, Aachen; ♂, Aachen; ♂, Lousberg, Aachen, 17.X; ♂, Vien (all coll. Förster, München). U.S.A.: ♂, Mount McKinley, 1600 ft, 6. VIII. 1954, Alaska, leg. David Townes; 2♀, 1♂, Crabtree Mds NC, Yancey Co. 3600 ft, 21–22. VIII. 1950, H. M. D. & J. Townes; ♀♂, Phantom Vy Col. RMNP 9400 ft, 8–10. VIII. 1948, H. M. G. D. & J. Townes; ♀, Spring Br. Pa., 27. VIII. 1945, H. K. Townes; ♀, Huron Mts. Mich., 20. VII. 1959, Henry Townes; ♀, Lost River St. Pk. Hardy Co., W. Va, 5. VII. 1953, leg. Karl V. Krombein. U.S.S.R.: ♀, Moscow, 13. VI. 1964, leg. H. K. Townes (all collection Dr. H. Townes, Ann Arbor, Mich. U.S.A.).

*Aniseres lubricus* Förster

*Aniseres lubricus* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 93
*Aniseres lubricus:* Schmiedeknecht, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 29): 2245
*Aniseres lubricus:* Aubert, 1977, Spixiana **1** (2): 148

Characteristics of the holotype: Labels: Aachen. Lectotype Aubert 1977. Male. Front wing. 3.7 mm. Clypeus large, square, length 0.6 of distance between clypeal base and antennal socket. Anterior tentorial pits lying in malar space, large. Face polished, wider than high. Antennal sockets rather widely separated. Postannellus shorter than following segment. The frons lies horizontally, lateral ocelli on the edge of vertex, almost looking backwards. Occiput steeply sloping. Mesoscutum polished. Notauli not visible (damage). Scutellar fossa broad and deep. Scutellum with closed carina, distally steeply sloping. Propodeum with median longitudinal carinae weak, apical transverse carina strong. Legs slender, yellow. Apical part of hind femur somewhat swollen. Front wing without areolet. Part of cubitus between intercubitus and second recurrent vein 0.7 of second recurrent vein. Discoidella not present. Nervellus not intercepted, vertical. First gastral segment with almost parallel sides, median dorsal carinae developed in apical half. Medially the tergite is somewhat convex. Sculpture rough. Spiracles in the middle (damaged). Second tergite with apical margin margin yellow. Third tergite with proximal part yellow.

Material examined. – ♂, Germany: Aachen (holotype) (lectotype Aubert, 1977) (coll. Förster, München).

## Genus *Pantisarthrus*

*Pantisarthrus* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 109
*Plectiscus* subgenus *Pantisarthrus:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1298 & 1309
*Pantisarthrus:* STROBL, 1903, Mit. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 136, 138
*Pantisarthrus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2239
*Pantisarthrus:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turkuensis A, **II** (34): 110
*Pantisarthrus:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 193
*Pantisarthrus:* AUBERT, 1977, Spixiana **1** (2): 147

Remark. – Three species in this genus were originally described by FÖRSTER *(P. inaequalis, P. luridus* and *P. ochropus).* FÖRSTER separated these on the length of the first part (abscissula) of the radius in the hind wing in comparison with the part beyond the nervus recurrens. In TOWNES (1969) (fig. 3) these sections are dg and gh of radiella. This character is difficult to actualize, as particularly the length of gh is comparative. SCHMIEDEKNECHT (1911) took up FÖRSTER's distinguishing character but also introduced a new aspect, the shape of the first tergite. On application of these two differentia, with a reasonable number of specimens, there is some indication of three taxa *(P. inaequalis, P. luridus* and *P. dispar* nov. spec.). However, identification of one or two specimens with the following key may not lead to proper results.

Finally STROBL (1903) described two species. There is some evidence that *P. rudepunctatus* Strobl might prove to be a distinct species, but up to now only the holotype is available, being in bad condition. The "punctures" which STROBL mentioned (blatternnarbig) are very difficult to perceive. The lectotype of STROBL's second species, *P. pseudochropus* (♀) is a doubtful specimen of *P. inaequalis.*

### Key to the species

1. Second tergite and following polished and with some, not very obvious, robust, irregularly placed punctures. Mesoscutum strongly convex, prescutellar groove conspicuously deep.
   *P. rudepunctatus* Strobl (page 112).

– Second tergite and following polished, without punctures . . . . . . . . . . . 2

2. Section gh of radiella (Fig. 3) in hind wing not present. First tergite 2.0–2.6 as long as wide.
   *P. dispar* nov. spec.

– Section gh of radiella present. First tergite 1.4–2.3 as long as wide . . . . . . 3

3. Section gh of radiella equal to or slightly shorter than section dg. First tergite 1.8–2.3 as long as wide.
   *P. inaequalis* Förster (page 110).

– Section gh of radiella longer than section dg. First tergite 1.4–2.0 as long as wide.
   *P. luridus* Förster (page 111).

### *Pantisarthrus inaequalis* Förster

*Pantisarthrus inaequalis* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 110 (Lectotype AUBERT 1969)

*Pantisarthrus ochropus* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 110 (Lectotype AUBERT 1969)
*Pantisarthrus pseudochropus* Strobl, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 137. (Lectotype AUBERT, 1977)
*Aniseres subalpinus* Strobl, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 138 (Lectotype AUBERT, 1977)
*Pantisarthrus inaequalis:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opuse, Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2240
*Aniseres subalpinus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 29): 2245

Characteristics of the female. Length front wing 3.0–3.6. Clypeus convex, protruding. Anterior tentorial pits open. Malar space wide, with groove. Face wide, polished. Frons and vertex polished, somewhat convex. Lateral ocelli lying on margin of steeply sloping postocciput. Occipital carina present. Epomia weak. Mesoscutum polished, convex. Notauli absent. Scutellum with lateral carina almost running to apex. Propodeum with apical transverse carina well developed. Front wing without areolet. Portion of cubitus between intercubitus and second recurrent vein about 0.5 of second recurrent vein. Section gh of radiella of hind wing equal to or shorter than section dg. First tergite 1.8–2.3 as long as wide, coriaceous. Spiracles at about 0.3 of length. Median dorsal carinae present. Other tergites polished. Ovipositor short, about 0.16 of length hind tibia.

Characteristics of the male. No important differences with female. Length front wing 3.0–3.6 mm. Antenna without tyloids. Postannellus shorter than second flagellar segment, second shorter than third.

Characteristics of the lectotype of *Aniseres subalpinus* Strobl: Labels: Admont, 21. VII. 1898, ♂, Strobl. Lectotype AUBERT 1977. Male. Front wing 2.9 mm. STROBL misidentified this specimen as *Aniseres* due to the fact that FÖRSTER in his key had placed this genus against the single character "first flagellar segment shorter than second". FÖRSTER had never seen males of *Pantisarthrus*.

Material examined. – Austria: ♀, lectotype *P. pseudochropus* Strobl, Admont, 4. VI. (CDCS); ♂, *P. grossepunctatus* Strobl (?), Adm. Alpen, 5. VII. (CDCS); ♂, lectotype of *Aniseres subalpinus* Strobl, Admont, 21. VII. 1898 (CDCS). Germany: ♀, lectotype of *P. inaecualis* Förster, Lousberg (bei Aachen), 1. VII. (coll. Förster, München); ♀, lectotype of *P. ochropus* Förster (coll. Förster, München); ?, Wiesen (Spessart), 31. V. 1961 (coll. Haeselbarth).

Netherlands: 2♂, Asperen, IX & XI. 1972; 3♀, Asperen, 27. VIII., 25. X., 8. XI. 1972; ♂♀, Asperen, IX & X. 1973; 2♀, Nunspeet, 17. VI., 3. VII. 1975; ♀, Markelo, 28. XII. 1974 (all coll. Zwakhals). Sverige: ♂, Stöllet (Värmland), 30. VI.–19. VII. 1975 (coll. van Rossem).

*Pantisarthrus luridus* Förster

*Pantisarthrus luridus* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 110 (Lectotype ♀, AUBERT, 1969)
*Pantisarthrus ochropus* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 110 (♀, Aachen)
*Pantisarthrus luridus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 29): 2241

Characteristics of male and female. Length front wing 3.0–3.6 mm. Section dg of radiella in hind wing about 0.6 of length section gh. First tergite 1.4–2.0 as long as wide.

Material examined. – Austria: ♀ specimen of *P. pseudochropus* Strobl, no label (CDCS); ♀, no labels, label AUBERT *P. grossepunctatus* Strobl (?) (CDCS). Italia: ♂,

St. Peter (Ahrntal) prov. Bolzano, 1300 m, CD. 31. VII. 1966 (coll. Haeselbarth). Germany: ♀, lectotype *P. luridus,* Lousberg (bei Aachen), 27. X. (coll. Förster, München); ♀, Altenberg, 25. V. (coll. Förster, München); ♀, Aachen *(P. ochropus* Förster) (coll. Förster, München)*. Netherlands: 3♂, Asperen, IX, X. 1972; ♀, 12. IX. 1972; ♀, 18. X. 1973 (all coll. Zwakhals). Sverige: 2♀, Norrl. (coll. Thomson, Lund) (identif. uncertain).

*Pantisarthrus rudepunctatus* Strobl

*Pantisarthrus rudepunctatus* Strobl, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 137–138, ♀ (Lectotype AUBERT, 1977)

*Pantisarthrus rudepunctatus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2240, ♀

Characteristics of the holotype: Labels: Styriae alp, Strobl, 23. VI. 1898, ♀ (an original label); lectotype AUBERT 1977 (it is a holotype, only one specimen was described). Female. Front wing 3.0 mm. Palpi brown. Clypeus convex. Anterior tentorial pits open. Malar space wide. Face and frons polished. Antennae broken off beyond pedicel. Occipital carina closed. Epomia present, strong. Mesoscutum strongly convex, polished, its hind part rather steeply sloping into deep prescutellar groove. The lateral carina of scutellum is connected with the lateral margin of mesoscutum running over a transparent lamina in the region of the deep prescutellar groove. This character is also present in the other *Pantisarthrus* species, but here it is more strongly developed. Propodeum small and narrow in comparison with large mesoscutal part of thorax. Apical transverse carina strong. Front wing without areolet. Portion of cubitus between intercubitus and second recurrent vein 0.46 of second recurrent vein. Section dg of radiella in hind wing about 0.5 of length section gh. Nervellus vertical, not intercepted. Legs slender, comparatively long. First tergite 2.4 as long as wide, coriaceous, with widely placed erect hairs. Median dorsal carinae weak. Spiracles at about 0.3 of length. Following tergites polished, with some not very obvious, robust, irregularly placed punctures. Ovipositor about the length of hind basitarsus beyond apex of gaster.

Material examined. – Austria: ♀, holotype of *P. rudepunctatus* Strobl, Styriae alp, Strobl, 23. VI. 1898 (Lectotype label AUBERT, 1977) (CDCS).

*Pantisarthrus dispar* nova species

Description of the female. – Length front wing 2.8–3.2 mm. Mandible rather narrow, two teeth, the lower shorter and slightly inturned. Clypeus (in some specimens with brownish colour) strongly convex, protruding, apical margin truncate. Malar space wide, with a groove. Clypeus, face and gena with long, widely placed erect hairs. Postannellus slightly shorter than following segment, 4 times as long as wide. Antenna with close adpressed hairs. Occipital carina closed, genal carina somewhat outwardly bent beyond mandible. Head polished. Pronotum black, yellowish brown or yellow, polished. Epomia present. Mesoscutum strongly convex, polished. Mesopleurum polished, prepectal carina weak, ending at about 0.5 of width mesopleurum, not reaching margin. In hind wing gh absent, except for a stub. Legs brown, long and slender. Index hind femur 7.0. Apical transverse carina of propodeum developed. Median longi-

---

* identification of this specimen as *P. luridus* not definite.

tudinal carinae present. First tergite coriaceous, 2.0–2.6 as long as wide. median dorsal carinae present. Following tergites polished, with subadpressed, widely placed transverse rows of hairs. Ovipositor short, about the length of postannellus.

Characteristics of the male. Not differing much from the female. Length front wing 2.7–3.3 mm. Postannellus short, shorter than following segment.

Material examined. – Austria: ♀, Tirol, Aschbach, 1400 m, 25. VIII. 1975 (coll. Zwakhals). Germany: ♀, Reiter Alm, 850 m, Heidelb. 3. VIII. 1970; ♀, Geierlambach, Heidelb., 10. IX. 1970; ♂, Wiershausen, Cb, 14. VIII. 1966 (all coll. Haeselbarth). Italia: ♀, Sarntal, 1250 m, Prov. Bolzano, 22. VI. 1976 (coll. Zwakhals). Netherlands: ♀, Ede, 8. XI. 1970 (holotype); 2♀, Ede, 15. IX. 1970; 2♀, Ede, 1. XI., 8. XI. 1970; ♂, Nunspeet, 13. VII. 1975; ♀, Asperen (Prov. Zd Hol.), 10. X. 1972; 2♀, Asperen, 27. VIII. 1973 (one specimen with pronotum reddish); ♀, Asperen, 31. VIII. 1973 (pronotum reddish); 2♀, Asperen, 29. IX., 18. X. 1973 (one specimen pronotum reddish) (all coll. Zwakhals). Sverige: ♀, violet tag with pencil hieroglyphs, red rimmed bos label "*inaequalis*" (coll. Thomson, Lund). All specimens, except for the holotype were labelled paratype.

## Genus *Dialipsis*

*Dialipsis* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 171
*Dialipsis:* FÖRSTER, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 83
*Plectiscus* (subgenus *Dialipsis):* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1298
*Parentypoma* Strobl, 1901, Verh. Mitt. Siebenb. Ver. Naturw. Hermannstadt **50:** 71
*Dialipsis:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 133
*Dialipsis:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2223
*Dialipsis:* AUBERT, 1964, Bull. mens. Linn. de Lyon **33:** 57
*Dialipsis:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae Part **4:** 195

Remark. – According to TOWNES, 1971 all species described in *Dialipsis* by FÖRSTER, 1871 are synonyms of *D. exilis,* including *Plectiscus communis* Förster, 1871, *Plectiscus (Dialipsis) crassipes* Thomson, 1888 and *Parentypoma femoratum* Strobl, 1901. See also AUBERT, 1964.

### *Dialipsis exilis* Förster

*Dialipsis exilis* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 83, ♀♂

Characteristics of the lectotype: Labels: none. Lectotype label of the present author. Female. Front wing 2.5 mm (a very small specimen).

Characteristics of the female. Front wing 2.5–3.7 mm. Maxillary palps reaching beyond coxa, whitish yellow. Mandibels and clypeus yellow. Upper mandibular tooth wider and longer than lower. Anterior tentorial pits very large, forming a deep hollow below apical margin of face. The strongly convex clypeus is coming out nose like, base invisible by overhanging margin of face. Face weakly convex, polished. Vertex polished. Occipital carina complete. Gena beyond mandibular base concave, giving mouthparts a snout like appearance. Epomia weak. Mesoscutum steeply rising from pronotum, convex, polished. Notaulices defined to about 0.5 the distance to center of mesoscutum. Mesopleurum polished. Prepectal carina reaching to somewhat dorsal of ventral corner of pronotum, distant from edge. Median longitudinal carina of propodeum

reaching directly to weak apophysis. Area superomedia not present. Lateral longitudinal carina and pleural carina defined. Areolet present. Nervellus not intercepted. Hind femur about 4.4 as long as wide. Fringe of hind tibia long and dense. First tergite with longitudinal wrinkling, postpetiole in some specimens polished, without glymma. Hind end of first sternite at about 0.6 of length segment. Following tergites polished. Ovipositor sheath 1.1–1.2 as long as hind tibia.

Characteristics of the male. Front wing 2.3–3.6 mm. With respect to the main characters the male does not differ much from the female. Tyloids (longitudinal carinae) on flagellar segments 4 to 7. Longitudinal wrinkling of first tergite often on postpetiole.

Distribution. – The species is common in Western Europe. I saw specimens from the Netherlands, Germany (coll. Haeselbarth) and Italy (Merano and Riva s. Garda) (coll. Haeselbarth).

## Genus *Laepserus*

*Laepserus* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 205
*Gnathochorisis* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 152
*Blapticus:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12)
*Blapticus:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 113
*Acroblapticus* Schmiedeknecht, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2173
*Blapticus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2176
*Gnathochorisis:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2180
*Laepserus:* PERKINS, 1962, Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Ent.) **11** (8): 434

Remark. – *Blapticus* Förster, 1868 is inserted under Symplecis.

### Tentative key to the males

1. Front wing without areolet. Second tergite coriaceous and with longitudinal striation.
*L. flavipes* (Förster) (page 115).
– Front wing with areolet . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2
2. Subgenital plate slender, about 1.4* as long as wide, with distinct warty-like implantations of long setae along apical margin (Plate 2, figs. 6 & 7). First and second tergite with longitudinal striation. Hind femur slender, 5.3 as long as wide.
*L. xanthocephalus* (Strobl) (page 120).
– Subgenital plate wider (0.33–0.5 or 0.7–0.8 as long as wide) . . . . . . . . . . 3
3. Subgenital plate 0.7–0.8 as long as wide, with distinct warty-like implantations of setae along apical margin. Paramere serrated (Plate 2, figs. 4 & 5).
*L. restrictus* nov. spec. (page 121).
– Subgenital plate 0.33–0.5 as long as wide . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4

* length measured from proximal margin to apical margin

4. Greater part of frons fuscous, lower part of inner orbits of frons yellow. Mesosternum fuscous. Subgenital plate: Plate 1, figs. 1–5.
*L. dentifer dentifer* (Thomson) (page 119).

– Frons up to ocelli yellow. Mesosternum and front part of mesopleurum yellow. Subgenital plate: Plate 1, figs. 6–8.
*L. dentifer* f. *crassulus* (Thomson) (page 119).

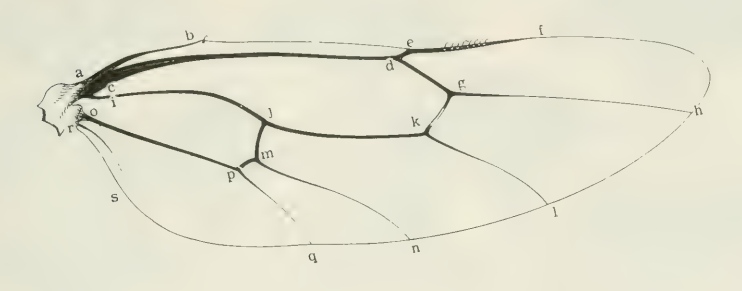



Fig. 3. Hind wing of an ichneumonid. dgh = radiella. jmp = nervellus. mn = discoidella. After Townes (1969).

## Key to the females

Remark. – The females of *L. xanthocephalus* and *L. restrictus* are unknown.

1. Front wing without areolet. Second tergite with close longitudinal striation, hind margin polished.
*L. flavipes* (Förster) (page 115).

– Front wing with areolet . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2

2. Second tergite coriaceous.
*L. dentifer* (Thomson) (page 118).

– Second tergite proximally with longitudinal striation, distal part polished.
*L. meridionator* (Aubert)*

### *Laepserus flavipes* (Förster) (new combination)

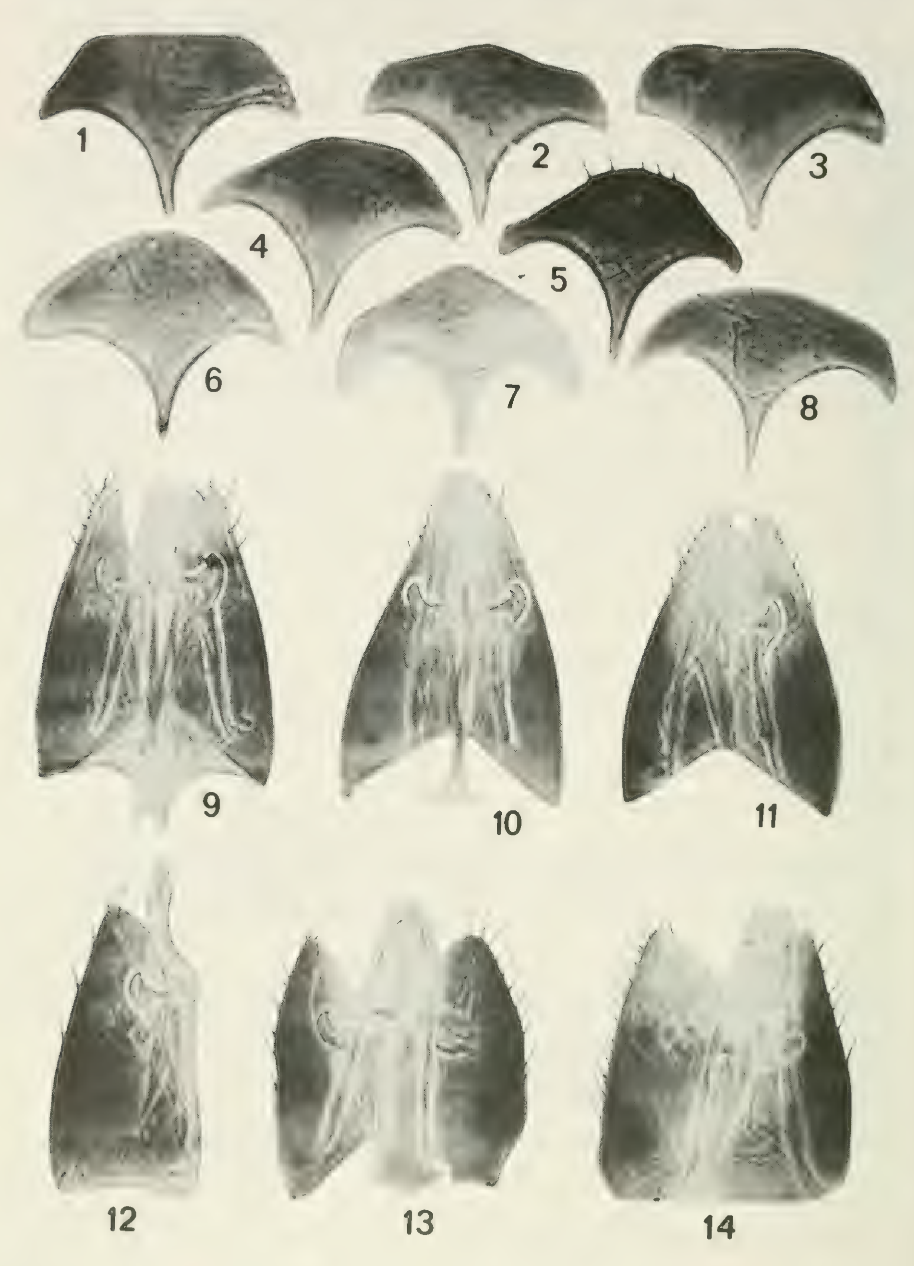
*Gnathochorisis flavipes* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 113
*Blapticus (Gnathochorisis) flavipes:* Thomson, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1291
*Gnathochorisis flavipes:* Schmiedeknecht, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2181

Remark. – It is not clear whether the specimens in Förster's collection are the types.

---

* This species is not inserted.

Characteristics of the female. Front wing 3.6–4.0 mm. Palpi mandibles and clypeus whitish yellow. Teeth of mandible brown, of about equal length, the lower somewhat twisted. Clypeus flat, groove between face not clear. Malar space wide, about twice the width of mandibular base, with a groove. Lower gena broad, but temple behind the eye



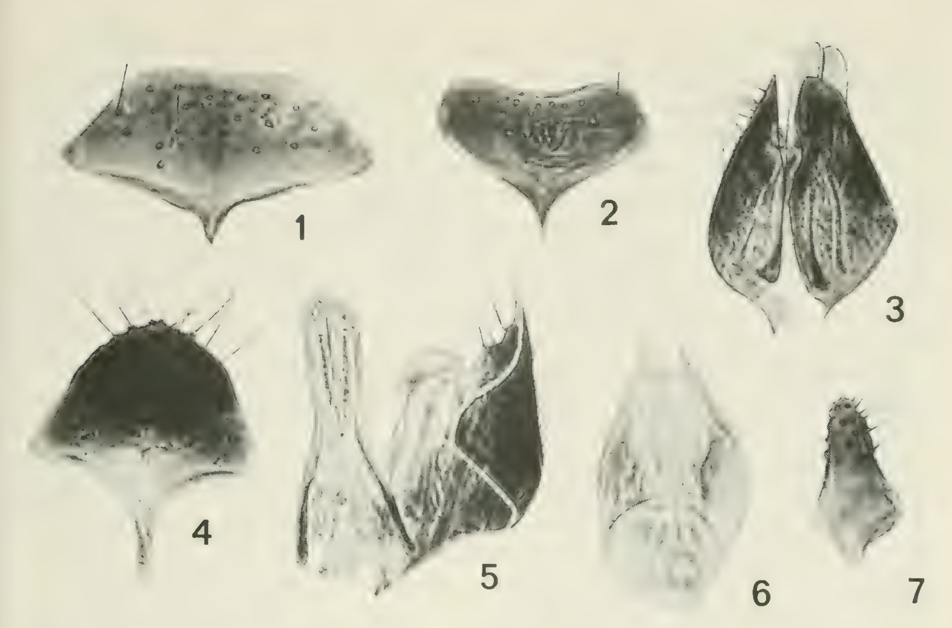



Plate 2 Fig. 1–2. Male subgenital plate of *Ephalmator:* 1, *E. subsimilis* nov. spec. (paratype), Italia, Prov. Bolzano, Sarntal, 1250 m, 26. VI. 1976, coll. Zwakhals; 2, *E. subsimilis* (paratype), Italia, Prov. Bolzano, Sarntal, 1250 m, 26. VI. 1976, coll. Zwakhals. Fig. 3, male genitalia of *E. subsimilis* (paratype), Italia, Prov. Bolzano, Sarntal, 1250 m, 26. VI. 1976, coll. Zwakhals. Fig. 4, subgenital plate of *L. restrictus* nov. spec. (paratype), Germany, Oberbayern, Umg. Gauting, 17. V. 1976, coll. Haeselbarth. Fig. 5, male genitalia of *L. restrictus,* Germany, Oberbayern, Umg. Gauting, 17. V. 1976, coll. Haeselbarth. Fig. 6, male genitalia of *L. xanthocephalus* (Strobl), no locality label, coll. Strobl (CDCS). Fig. 7, subgenital plate of *L. xanthocephalus,* no locality label, coll. Strobl (CDCS).

---

Plate 1 Fig. 1–8. Male subgenital plate of *Laepserus:* 1, *L. dentifer* (Thomson), Ede, 3. VI. 1971, coll. Zwakhals; 2, *L. dentifer,* Austria, Tirol, Aschbach, 1400 m, 6. VII. 1976, coll. Zwakhals; 3, *L. dentifer,* Germany, Dransfeld, A/ 15. V. 1966, coll. Haeselbarth; 4, *L. dentifer,* Austria, Aschbach, Tirol, 1400 m, 6. VII. 1976, coll. Zwakhals; 5, *L. dentifer,* Netherlands, Asperen, 15. VI. 1972, coll. Zwakhals; 6, *L. dentifer* f. *crassulus* Thomson, Italia, Merano, 700 m, F. 22. VII. 1966, coll. Haeselbarth; 7, *L. dentifer* f. *crassulus,* Italia, Merano, 700 m, 22. VII. 1966, coll. Haeselbarth; 8, *L. dentifer* f. *crassulus,* Germany, Witzenhausen, E/ 30. V. 1966, coll. Haeselbarth. Fig. 9–14. Male genitalia of *Laepserus:* 9, *L. dentifer* (Thomson), Austria, Tirol, Aschbach, 1400 m, 6. VII. 1976, coll. Zwakhals; 10, *L. dentifer,* Austria, Tirol, Aschbach, 1400 m, 6. VII. 1976, coll. Zwakhals; 11, *L. dentifer,* Germany, Dransfeld, A/ 15. V. 1966, coll. Haeselbarth; 12, *L. dentifer* f. *crassulus,* Germany, Witzenhausen, E/ 30. V. 1966, coll. Haeselbarth; 13, *L. dentifer* f. *crassulus,* Germany, Meensen, A/ 14. V. 1967, coll. Haeselbarth; 14, *L. dentifer* f. *crassulus,* Italia, Merano, 700 m, 22. VII. 1966, coll. Haeselbarth.

narrow. Postocciput steeply sloping beyond eye and ocelli. Pronotum polished, epomia little developed. Mesoscutum convex, with adpressed hairs. Notauli reaching center of mesoscutum. Scutellum rather convex. Mesopleurum polished, prepectal carina to the middle of mesopleural margin, not reaching the margin. Front wing without areola. Nervellus inclivous, intercepted low. Discoidella present. Propodeum polished, all carinae present. Apophyses strong. Legs including front and middle coxae yellow. Hind coxae brownish. Hind femur 2.8–3.3 as long as wide (stout), fringe of hind tibia short and open. First tergite about 1.8 as long as wide. All carinae strong. Spiracle at about 0.4 of length. No glymma present. Second tergite with longitudinal striation, apical margin polished. Following tergites polished and compressed. Ovipositor upcurved, about 0.5 as long as hind tibia.

Characteristics of the male. Front wing 3.0–3.2 mm. Palpi, mandibles, clypeus, face, lower inner frontal orbit and scapi yellow. Malar space wide, about the length of second flagellar segment, with a groove. Front wing without areolet. Nervellus inclivous, intercepted, discoidella present. Propodeum with all carinae, apophyses strong. All coxae yellow to brownish. Hind femur stout, about 3.2 as long as wide. First tergite with strong carinae, second tergite with close longitudinal striation, apical margin polished. On the whole closely conform to female.

Material examined. – Austria: ♀, Graz (coll. Strobl, CDCS). Germany: ♀, Mtzb. V 44.2; ♂, no labels (coll. Förster, München); ♀, Blankenburg (Thür.) leg. Schmiedeknecht (coll. E. Bauer, München); ♀, Harz, Thale, 2. VIII–9. IX. 1954, leg. K. Dorn (coll. E. Bauer, München). Italia: 3♂, Riva s. Garda, 350 m, F/3. VII. 1966 (coll. Haeselbarth). Netherlands: ♀, Radio Kootwijk, 15. VI. 1969 (coll. van Rossem); ♀, Ede, 12. VIII. 1970 (coll. Zwakhals); ♀, Ede, 17. V. 1971 (coll. Zwakhals); ♂, Ede, 1. IX. 1970 (coll. van Rossem). U.S.S.R.: ♀, Nizhniyaya Kuriya (15 km west of Perm), 1.–3. VIII. 1967, leg. W. J. Pulawski (coll. van Rossem).

Remark. – The separation of the males of the two species described by THOMSON viz. *Blapticus dentifer* and *B. crassulus* is based on differences in colour pattern. There are no morphological features to distinguish the two. I tried to find characteristics in the male genitalia but this neither gave any indication (see Plate 1). Though I did not have as many females, differentation of these could not demonstrate the certainty of two species. The obvious variation in colour of the males decided me to recognize *Laepserus dentifer* forma *crassulus* (Thomson).

### *Laepserus dentifer* (Thomson) (new combination)

*Blapticus dentifer* Thomson, 1888, Opusc. ent. **XXXVIII** (Fasc. 12): 1288, ♂
*Acroblapticus dentifer:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2174
*Acroblapticus debilis* Schmiedeknecht, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2175, ♀
*Blapticus dentifer:* JUSSILA, 1965, Ann. Univ. Turku A, **II:** 103

Characteristics of the lectotype: Labels: Pål. (= Pålsiö, Skåne). Lectotype TOWNES, 1958. Male. Front wing 3.4 mm. Palpi, mandibles, lower gena, clypeus, face and lower orbits of frons yellow. Greater part of frons fuscous, polished. Epomia not present. Proximal margin and dorsal top of pronotum yellow. Notauli represented by an impression at the edge of mesoscutum. Most of the thorax polished, fuscous, except for yellow tegulae and spot on proximal dorsal top of mesopleurum. Front and middle coxae yellow. Hind coxae brownish. Hind femur 3.3 as long as wide. First and second tergite coriaceous, margin of second polished.

Description of the female. Length of front wing 4.0–4.8 mm. Head fuscous. Palpi, mandibles, clypeus, lower part of gena, lower orbits of frons, scape and pedicel, yellow. In some specimens lower gena and lower orbits of frons are fuscous. Clypeus large, flat, about as wide as long, apically somewhat projecting. Groove between face obsolescent. Face flat, sligthly convex below antennae, finely punctured, with subadpressed hairs, fuscous. In some specimens inner orbits of face yellow and face light brown. Frons polished, finely punctured, fuscous down to antennal sockets. Occipital carina present, meeting oral carina rather high up. Pronotum polished, epomia present but weak, light brownish to fuscous, dorsal top yellow, sometimes front margin yellowish. Mesoscutum finely punctured, with close adpressed hairs. Notauli represented by an impression at the front edge. Scutellum rather convex, lateral margin in some specimens to about 0.3 of length. Mesopleurum polished, entirely fuscours. Prepectal carina reaching to subtegular ridge. Mesosternum fuscous. Propodeum with all carinae, apophyses well developed. Front and middle coxae yellow, hind coxae brownish. Hind femur 3.3 as long as wide. First tergite coriaceous, with median dorsal, dorsolateral and ventrolateral carinae present. Spiracle at about 0.4 of length. Second tergite coriaceous for about 0.25 of length. Following tergites polished. Tergites fuscous with a broad yellowish band on apical margin of tergite two and front half of tergite three. Gaster compressed from third segment. Ovipositor about half the length of hind tibia, upcurved, with a strong subapical notch.

Material examined. – Considering the great number of specimens I have omitted the collecting dates. There is no indication of seasonal appearance.

*L. dentifer dentifer* (Thomson). Males only. In total 12 specimens.

Austria: 2♂, Tirol, Aschbach, 1400 m (coll. Zwakhals). Germany: Wiershausen; Ziegenhagen (Hessen); Dransfeld (coll. Haeselbarth). Netherlands: 4♂, Ede; Asperen (prov. Zd. Hol.) (coll. Zwakhals). Sverige: ♂, Pålsiö (Skåne), lectotype label Townes 1958 (coll. Thomson); ♂, Scan sylv (coll. Thomson, Lund).

*L. dentifer.* 25 Female specimens.

Austria: Tirol, Aschbach, 1400 m (coll. Zwakhals). Germany: 2♀, Harz, Harzburg, Radautal (coll. Bauer, München); D. Obb. Hochstadt; D. Bay. Hohenschwangau, Wildsulz 1420–1560 m; Hann. Münden; Wiesen, Spessart; Witzenhausen; D. Bay. Ammergeb. Halbammertal, 900–1000 m; 2♀, Meensen (all coll. Haeselbarth); Allgäu, Riezlern, 1150 m (coll. Bauer, München). Italia: Selva Nera, 1400–2000 m, Funes (Prov. Bolzano) (coll. van Rossem). Sverige: Järnavik, Blekinge (coll. van Rossem). U.S.S.R.: Kurland, Jelowka, 21.VII.1917, leg. S. G. Bischoff (nr 1341) *Acroblapticus debilis* Schmiedeknecht (not a type specimen) (Zool Mus. Berlin).

*Laepserus dentifer* forma *crassulus* (Thomson) (new combination)

*Blapticus crassulus* Thomson, 1888, Opusc. ent. **XXXVIII** (Fasc. 12): 1289, ♂
*Acroblapticus crassulus:* Schmiedeknecht, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2175
*Blapticus crassulus:* Jussila, 1965, Ann. Univ. Turku A, **II:** 103

Characteristics of the lectotype: Labels: Ydd inge. Lectotype TOWNES 1964. *Gn. crassulus* Ths. det. Aubert. Male. Front wing 4.0 mm. Palpi, mandibles, clypeus, face, gena, frons (almost up to lower ocellus), scapus and pedicel, yellow. Epomia present, greater part of pronotum yellow and polished. Notauli, a weak impression at the edge of mesoscutum. Mesoscutum fuscous, with regularly placed fine punctures and adpressed hairs. Scutellum rather convex. Mesopleurum polished, for the greater part yellow, including mesosternum. Prepectal carina reaching to subtegular ridge. Front wing with closed areola. Propodeum fuscous, with all carinae and rather strong apophyses. Legs, including coxae for the greater part yellow. Hind femur, tibia and tarsi brownish. Hind femur 3.0 as long as wide. First and second tergite coriaceous, second tergite slightly striated and hind margin polished and yellow.

The following 40 specimens are all males. Germany: D. Bay. Rottenbuch; D. Bay. Herrsching; D. Bay. Ammergeb. Halbammertal; D. Bay. Peisenberg, Ammerleite; Dransfeld; Ziegenhagen, Hessen; Obb. Gauting; Obb. Glonn; Witzenhausen; Flintsbach Inn. B. 550 m, Taufkirchen (München); Lippoldshausen; Meensen; Widdersberg; Bramwald Nd Sachsen; Wiesen, Spessart (all coll. Haeselbarth); Harz, Harzburg, Radautal; Nieder-Weser Geb. (coll. E. Bauer, München). Italia: Merano, 700 m; Riva s. Garda, 500 m; Campi, Riva s. Garda, 100 m (coll. Haeselbarth). Sverige: ♂, Ydd inge, lectotype label TOWNES 1964 (coll. Thomson, Lund).

*Laepserus xanthocephalus* (Strobl) (new combination)

*Blapticus xanthocephalus* Strobl, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 113
*Blapticus xanthocephalus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2176

Characteristics of the lectotype: Labels: an original green label: Seitenstellen, 27. VIII. ♂; lectotype label AUBERT 1975. Male. Front wing 3.1 mm. Palpi, mandibles, clypeus, face, lower orbits of frons and lower gena, yellow. Clypeus flat, 1.7 as wide as long. Malar space about as wide as mandibular base, with a groove. Gena narrow, half the width of eye. Postannellus 5.5 as long as wide. Tyloids absent. Pronotum polished, yellow. Mesoscutum convex, polished, finely and widely punctured, implantations of short subadpressed setae. Scutellum polished, without lateral carina. Propodeum polished, with all carinae, except for costula, area superomedia large, almost square. Mesopleurum polished, prepectal carina (damaged by pin) to upper 0.3 of pronotal margin, not quite reaching mesopleural margin. Front wing with areolet. Nervellus intercepted below the middle, discoidella not present. Propleurum 1, all coxae, and trochanters of front and middle legs whitish. Hind femur slender, 5.3 as long as wide. Fringe of hind tibia long and dense. First tergite with longitudinal striation, slender, 3.0 as long as wide. Second tergite with longitudinal striation, apical margin polished. Third tergite with some coriaceous sculpture, other tergites polished. Subgenital plate: Plate 2, fig. 7.

Female unknown.

Material examined. – Austria: ♂, lectotype, Seitenstellen, 27. VIII., lectotype AUBERT 1975; ♂, Admont, 24. VII. (and one remnant of other ♂); 2♂, Gesäuse, 18. VI. 1890; ♂, no locality label; ♂ (face medially fuscous), Admont, 16. VIII. All specimens from Strobl's collection, CDCS.

*Laepserus restrictus* nova species

Characteristics of the holotype: Labels: Germany, Oberbayern, Umg. Gauting, 17. V. 1976, coll. Haeselbarth. Holotype label of author. Male. Front wing 4.0 mm. Palpi and mandibles white, lower tooth shorter. Clypeus flat, about 1.5 as wide as long, groove between face obsolescent. Malar space wide, with a distinct groove. Face polished, with fine punctures, implantations of short hairs, fuscous. Frons and vertex polished. Postannellus 4.6 as long as wide. Antenna proximally and ventrally yellow brown. Gena polished. Pronotum polished, epomia not present, dorsal top yellow. Mesoscutum with close, subadpressed hairs, notauli proximally strong. Scutellum polished, no lateral margin. Front wing with areolet. Nervellus intercepted below the middle, inclivous. Discoidella weak. Mesopleurum polished, prepectal carina weak, to about the middle of pronotal margin, not reaching mesopleural margin. Front and middle coxae and trochanters white, hind coxae brown, ventrally whitish. Trochanters white. Legs slender. First tergite coriaceous, median dorsal carinae strong, almost to apex. Spiracles at 0.59 of length. Second tergite coriaceous and with weak longitudinal striation. Third tergite with some coriaceous sculpture proximally, for the greater part yellow, laterally with a fuscous spot. Fourth tergite polished, proximally and apically with a yellow band.

Male genitalia of a paratype. Plate 2, fig. 4, subgenital plate, different from *L. dentifer* in shape and with distinct warty-like implantations of setae along apex. Fig. 5, genitalia. Apex of paramere and lower margin distinctly serrated.

The specific name restrictus means „unobtrusive".

Material examined. – Germany: ♂, Oberbayern, Umg. Gauting, 17. V. 1976, coll. Haeselbarth (holotype); ♂, Oberbayern, Umg. Gauting, 17. V. 1976, coll. Haeselbarth (paratype).

After going to press Aubert described a new species *Blapticus meridionator* in Bull. Soc. Ent. Mulh. Januier–Mars, 1980, p. 1.

## *Ephalmator*, new genus*

Characteristics of the type species, *Ephalmator subsimilis* nova species. Front wing 3.7–4.3 mm. Body slender, the gaster in the male elongate. Mandible not turned inward, lower tooth about 0.5 of the length upper tooth. Clypeus convex, about 1.5–1.8 as wide as long. Anterior tentorial pits rather small, open. Genal carina joining oral carina about the width of mandibular base (or somewhat more) beyond mandibular base. Occipital carina closed. Tyloids on flagellar segments 5–6–7, in the form of longitudinal carinae. They differ from those of *Entypoma* in place *(Entypoma* 3–6) and shape *(Entypoma* with a smooth flattened area). Epomia distinct. Notaulus obsolete in small specimens and somewhat more developed on frontal margin in some specimens. Propodeal carination similar to that of *Entypoma*, basal transverse carina absent. Prepectal carina to about the middle of hind margin of pronotum, but not reaching margin. Front wing

---

* In a second paper a supplement to the key of Microleptinae (Oxytorinae) genera of Townes (1971) will be given.

with areolet. Nervellus vertical, discoidella almost obsolete. Legs slender. First gastral segment slender in the male. End of first sternite at the middle. Ovipositor 0.1 of length front wing beyond apex of gaster.

The generic name refers to the latin word for "dancer".

*Ephalmator subsimilis,* nova species

Characteristics of the holotype. Male. Labels: Italia, Bolzano, Sarntal, 1250 m, 20. VI. 1976, leg. C. J. Zwakhals. Holotype label of the author. Front wing 3.7 mm. Palpi whitish. Mandible slender, lower tooth shorter, yellow. Clypeus 1.8 as wide as long, convex, yellow. Malar space about as wide as mandibular base. Face black, polished, with erect, widely placed, long hairs in orbits towards eyes. Frons polished. Occipital carina closed. Gena wide. Thorax black. Pronotum polished, epomia present. Mesoscutum convex, polished, notauli absent. Scutellum comparatively small, lateral margin weakly indicated to about half the length. Propodeum polished. Petiolar area to about half the length. Median longitudinal carinae present, but weak. Area superomedia and costula absent. Front wing with areolet. Nervellus not intercepted. Discoidella vaguely indicated. Mesopleurum polished, prepectal carina not reaching mesopleural margin. Legs, including coxae, yellow, slender. Hind femur 5.7 as long as wide. Fringe of hind tibia close. Hind tarsi brown. First gastral segment slender, about 3.0 as long as wide apically, spiracles at 0.4 of length. First tergite coriaceous. Second tergite polished, only proximally with some weak coriaceous sculpture, hind margin yellow. Following tergites for the greater part fuscous.

Male genitalia. Of two paratypes microscopic slides were made of the genitalia. Plate 2, fig. 1 and 2, subgenital plate. Fig. 3, genitalia.

Characteristics of the female. Labels: Austria, T., Pertisau, 1550 m, 12. VII. 1977, leg. & coll. Haeselbarth. Paratype label of the author. Front wing 4.1 mm. Palpi white, long, reaching beyond coxae. Mandible with lower tooth shorter, not turned inward. Clypeus convex, apical margin truncate, rather protruding. Face polished, with widely spaced short hairs. Frons and vertex polished. Occipital carina closed. Pronotum polished, epomia distinct. Mesoscutum rather convex, notauli almost obsolete. A rather conspicuous character is the scutellar carina which does not run towards the apex, but closes directly behind the scutellar fovea. Propodeum coriaceous, basal transverse carina absent, median longitudinal carinae weak, apical transverse carina strong. Propodeum with rather conspicuous erect hairs. Mesopleurum polished, prepectal carina not reaching the margin. Lower front half of mesopleurum with subadpressed hairs. Legs slender, with rather close subadpressed hairs. Fringe of hind tibia close. First tergite coriaceous, median dorsal and dorsolateral carinae not present. Spiracles at 0.4 of length tergite. End of first sternite at 0.5 of length tergite. Lateral margins of first tergite with long hairs. Second tergite coriaceous, with a broad apical margin polished and yellow brown in colour. Following tergites with rather wide and shallow indentations, implantations of hairs. Third tergite for the greater part yellowish brown. Ovipositor 0.1 of length front wing behind apex of gaster.

The specific name *subsimilis* means "almost equal".

Material examined. – Italia: ♂, holotype, Sarntal, 1250 m (Prov. Bolzano), 20. VI. 1976, leg. C. J. Zwakhals. Paratypes: ♂, Sarntal, 1250 m, 26. VI. 1976, leg. Zwakhals; ♂, Sarntal, 1250 m, 24. VI. 1976, leg. Zwakhals; ♂, Sarntal, 1250 m,

26. VI. 1976, leg. Zwakhals. Austria: ♂, Tirol, Aschbach, 1400 m, 16. VIII. 1975, leg. Zwakhals; ♀, T., Pertisau, 1550 m, 12. VII. 1977, leg. & coll. Haeselbarth; ♂, T., Hinterhornbach, 1200 m, 4. VIII. 1977, Wald und Waldwiesen, leg. & coll. Haeselbarth. Sverige: ♂, Dalarna, Transtrand, 1976, Gammalsäter fjället, 770 m, leg. G. van Rossem.

## Genus *Symplecis*

*Symplecis* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 151
*Symplecis* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 118
*Symplecis:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1285
*Symplecis:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 112
*Symplecis:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2169
*Symplecis:* AUBERT, 1968, Bull. Soc. Ent. de Mulhouse. Mai–Juin: 37–38
*Symplecis:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae. Part **4:** 201

### Key to species

1. Wing without areolet . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2
– Wing with areolet . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3
2. Ovipositor not beyond apex of gaster.
*S. infavorabilis* nov. spec. (page 126).
– Ovipositor beyond apex of gaster. Length 0.16 of length front wing.
*S. invisitata* nov. spec. (page 126).
3. Mandibles, clypeus, face and sometimes pronotum white to whitish brown. Postannellus about 3.5–6.3 as long as wide. Frons polished. Mesoscutum reglarly and finely punctured, with adpressed hairs. Mesopleurum polished. Propodeum with all carinae. First tergite coriaceous. Second tergite coriaceous and with striation. Following tergites more polished. Ovipositor short, not beyond tip of gaster.
*S. bicingulata* (Grav.) (page 123).
– Mandibles white. Clypeus brownish. Face and pronotum black.
*S. bicingulata* f. *alpicola* Förster (page 125 ).

### *Symplecis bicingulata* (Gravenhorst)

*Mesoleptus bicingulatus* Gravenhorst, 1829, Ichneum Europ. **2:** 107, ♀♂, no. 65
*Symplecis bicingulatus:* AUBERT, 1968, Bull. Soc. Ent. de Mulhouse (mai–juin): 37
*Blapticus leucostomus* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 83, ♂
*Blapticus:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae. Part **4:** 200
*Symplecis alpicola* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 119, ♀
*Symplecis alpicola:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1287
*Symplecis alpicola:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2172
*Symplecis xanthostoma* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 119, ♀
*Symplecis xanthostoma:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2172

*Symplecis zonaria* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 120, ♀
*Symplecis zonaria:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1287, ♀♂
*Symplecis facialis* Thomson, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1286, ♀♂
*Symplecis facialis:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2171, ♀♂.
*Symplecis basalis* Brischke, 1880, Schrift. naturf. Ges. Danzig N. F. **4:** 146 (Type lost, species inquirenda

Characteristics of the holotype of *Mesoleptus bicingulatus* Gravenhorst: Labels: holotype label TOWNES, 1964. A green tag. A white label: *Symplecis* (not original). Female. Front wing 3.6 mm. Clypeus and face yellow. Eyes strongly convergent. Frons polished. Antennae missing. Pronotum whitish. Propodeum with all carinae. Second tergite with longitudinal striation. Following tergites polished. Tip of ovipositor not beyond apex of gaster.

Characteristics of the female: Front wing 3.2–4.4 mm. Palpi, mandibles and clypeus white. Eyes strongly converging towards clypeus. Scape, pedicel, front and middle coxae yellowish to brown. Postannellus about 4.6 as long as wide. Frons polished. Pronotum for the greater part whitish to light brown. Mesoscutum polished, with minute puntures (implantations of adpressed hairs). Notauli short but well defined. Propodeum with all carinae and long, widely placed hairs. Hind coxae yellow to fuscous and with alutaceous sculpture. Other parts of legs reddish brown to yellowish. Hind femur 5.0–6.5 as long as wide. First and second tergite alutaceous, second tergite with fine striation and apical margin yellow. Third tergite yellow with fuscous band in the middle. Following tergites fuscous. The ovipositor (sometimes difficult to see) not beyond apex of gaster.

Characteristics of the male: Front wing 3.5–3.8 mm. Palpi, mandibles (only teeth brown), scape and pedicel, front and middle coxae and trochanters white. Clypeus slightly wider than long, white. Scape and pedicel weakly inflated, relatively large. Face with weak punctures, implantations of rather long hairs. Frons polished. Distal margin of pleuron 1 (meeting front coxa) in some specimens white. Mesoscutum polished, with fine punctures, implantations of adpressed hairs. Notauli short, well defined. Propodeum with all carinae and rather long hairs. Hind coxae brown, with alutaceous sculpture. All legs reddish. Hind femur 5.0–6.0 as long as wide. First and second tergite alutaceous, second tergite with fine striation and apical margin yellow. Third tergite polished, for the greater part yellowish to brownish with fuscous spots laterally. Apical tergites fuscous.

For comparison I append the following short descriptions of type specimens of species identical with *S. bicingulata*.

Under the name *Blapticus leucostomus*, FÖRSTER only described a male, connecting females were never found. The specimen is identical with *S. bicingulata*.

Characteristics of the holotype of *Blapticus leucostomus* Förster: Labels: Lousberg 3.X. Lectotype AUBERT. Male. Front wing 3.4 mm. Palpi, mandibles and clypeus whitish. Mandible with lower tooth shorter, not twisted. Malar space about as wide as mandibular base. Clypeal groove between face not present. Mesoscutum convex and steeply rising from pronotum. Notauli short. Front wing with areolet. Nervellus intercepted below the middle. Mesopleurum polished. Legs yellow, including front and middle coxae. Hind coxae brownish. Fringe of hind tibia long and close. Spiracles of first segment at 0.5 of length. Hind end of first sternite at 0.7 of length (this does not

agree with item 23, page 183, TOWNES). First and second tergite coriaceous, following tergites polished. Apical margin of second, third and fourth tergite yellow.

Characteristics of the holotype of *Symplecis xanthostoma* Förster: Labels: Lousberg 15.X. Holotype label of the present author. Female. Front wing 3.2 mm. Eyes strongly convergent towards clypeus. Clypeus white, slightly wider than long. Postannellus 6.3 as long as wide. Front wing with areolet. Nervellus weakly intercepted, no discoidella present. Legs yellow, hind coxae with sculpture. Hind femur 5.7 as long as wide. Apex of first sternite in 0.3 apical part of segment. Spiracle about in the middle. Second tergite striate.

Characteristics of the lectotype of *Symplecis facialis* Thomson: Labels: Dgb (= Degerberga, Skåne, Sverige), a red rimmed box label "*facialis*". Lectotype label of the present author. Female. Front wing 4.0 mm. Palpi, mandibles and clypeus white. Eyes strongly convergent towards clypeus. Front wing with areolet. Nervellus intercepted low, discoidella very weak. Front and middle coxae white, hind coxae brownish. Hind femur 4.7 as long as wide. First tergite coriaceous, spiracle at 0.6 of length. Second tergite coriaceous and somewhat striated. Two paralectotypes were labelled: both ♀♀, labels: "Deg" and Dgb (Degerberga).

*Symplecis bicingulata* (Grav.) f. *alpicola* Förster

In *S. bicingulata* specimens occur with brown clypeus, face and pronotum. These agree with *S. alpicola* Förster.

Characteristics of the holotype of *Symplecis alpicola* Förster: Labels: Splügen. Holotype label AUBERT, 1967. Female. Front wing 3.7 mm. Eyes strongly convergent towards clypeus. Clypeus brownish. Postannellus 5.0 as long as wide. Front wing with areolet. Nervellus intercepted below the middle, discoidella weak. Front and middle coxae brown, hind coxae black with sculpture. Striation on postpetiole and proximally on second tergite.

Characteristics of the holotype of *Symplecis zonaria* Förster: Labels: Aachen. Holotype label of the present author. Female. Front wing 3.2 mm. Eyes convergent towards clypeus. Clypeus brown. Postannellus 3.5 as long as wide. Front wing with areolet. Nervellus intercepted below the middle, discoidella present. Postpetiole more or less roughly striated. Second tergite proximally striated.

Material examined. – Germany: ♀, holotype of *Symplecis zonaria* Förster, Aachen (coll. Förster, München). Switzerland: ♀, holotype of *Symplecis alpicola* Förster, Splügen (coll. Förster, München).

Remark. The other specimens of *S. bicingulata* f. *alpicola* are inserted in *S. bicingulata*.

Material examined. – ♀, holotype of *Mesoleptus bicingulatus* Gravenhorst (Wrocław). Finland: ♂, Suomi V Sauvo, Karuna 669: 25, 30. VII. 1969; ♀, Suomi V Sauvo, Karuna 669: 25, 2. VIII. 1969; ♀, Suomi Inl Utsjoki, 13. VII. 1969 (coll. R. Jussila.). Italia: ♀, Unser Frau in Schnals (Südtirol), 1600 m, 14. VII. 1966; ♂, St. Peter, Ahrntal (Südtirol), 1200 m, 25. VIII. 1967; ♂, Martelltal (Südtirol), 2100 m, 16. VII. 1966; ♂, Merano, 700 m, 22. VII. 1966; ♂, Riva s. Garda, 350 m, 24. IV. 1966; ib. 500 m, 3. VII. 1966; ♂, Campi, Riva s. Garda, 1000 m, 7. IX. 1967 (all coll. Haeselbarth). Germany: ♀, holotype *S. xanthostoma* Förster, Lousberg 15. X. Aachen (coll. Förster, München); ♂, holotype *Blapticus leucostomus* Förster, Lousberg 3. X. Aachen (coll.

Förster, München): ♀, Hohenschwangau D. Bay. Säulingweg, 1120–1300 m, 16. VII. 1974; ♂, Hohenschwangau D. Bay. 830–1050 m, 16. VII. 1974; ♀, Dransfeld, 6. V. 1967; ♂, Zederhaus (Lungau), 2100 m, 25–27. VII. 1969; ♂♂ from Wiershausen, Glonn Oberbayern, Dransfeld, Meensen, Degerndorf (Inn) (all coll. Haeselbarth); ♀, Oberbayern, Garmisch, 700 m, 11. VIII. 1954 (coll. E. Bauer, München); ♀♂, Harz, Harzburg, Radautal, IX. 1946 (coll. Bauer, München); ♀, Nd Spessart, Lochmühle, 17–22. IX. 1971 (coll. van Rossem). Netherlands: 35 ♀♀ and 12 ♂♂, Asperen (Prov. Zd Hol.) Malaise trap (coll. Zwakhals); ♀♂ Ede (coll. Zwakhals); ♀♂ Nunspeet (coll. Zwakhals). Sverige: ♀, lectotype *S. facialis* Thomson and 2 paralectotypes, Degerberga (Skåne) (Museum Lund); ♀♂, Lappland, Abisko, 600 m, 25. VII–15. VIII. 1953 (A. Schulte, coll. München).

*Symplecis infavorabilis* nova species

Characteristics of the holotype: Holland, Asperen, 30. V. 1972, leg. C. J. Zwakhals. Female. Front wing 3.0 mm. Head black. Eyes convergent towards clypeus, almost touching clypeal margin. Clypeus about as wide as long, brownish yellow. Palpi yellow. Face polished, with sparse, erect hairs. Antennal base yellowish. Frons polished. Thorax brown. Mesoscutum with short notauli and adpressed hairs. Tegulae almost white. Mesopleurum polished, prepectal carina present. Propodeum with all carinae. Front wing without areolet. Legs, including coxae, yellowish brown. Hind femur 5.5 as long as wide. First tergite coriaceous. Second tergite striate, distal 0.3 part polished, yellow. Ovipositor not beyond apex of gaster.

Material examined. – Netherlands: ♀, holotype, Asperen (Prov. Zd Hol.), 30. V. 1972; ♀, Asperen, 30. V. 1972; ♀, Asperen, 1. VIII. 1972; ♀, Asperen, 11. VIII. 1972; ♀, Asperen, 5. X. 1972; 2♀, Asperen, 18. X. 1972; ♀, Asperen, 17. VI. 1973; ♀, 5. VII. 1973 (paratypes) (all from coll. Zwakhals).

*Symplecis invisitata* nova species

Characteristics of the holotype: Sverige, Messaure, 18. VII. 1971, leg. Karl Müller. Collection Henry Townes, Ann Arbor. Female. Front wing 4.1 mm. Labium, labial palpi and maxillary palpi white. Mandibles yellow, teeth of the same length. Clypeus yellowish, about 1.5 as wide as long. Eyes strongly converging, malar space very narrow. Face polished, brown, with yellowish spots under antennal sockets towards eye margin. Antennal scape subcylindric, brownish. Pedicel large. Postannellus slender. Frons and vertex polished. Pronotum polished, brown, front margin and dorsal hind edge whitish. Epomia present. Pleuron 1 brown. Mesoscutum coriaceous, notauli short but well developed anteriorly. Scutellum polished. Front wing without areolet. Nervellus inclivous, intercepted low, but discoidella absent. Tegulae and wing base white. Propodeum with all carinae present and with rather long, widely placed hairs. Mesopleurum highly polished. Prepectal carina to about the middle of pronotal margin, but not reaching mesopleural margin. Front coxae whitish, middle and hind coxae more brown. Front and middle legs yellow. Middle femora slender. Hind femora, tibiae and tarsi light brown and with rather close subadpressed hairs. Apical fringe of hind tibia close. First gastral tergite coriaceous, spiracles at 0.57 of length. Median dorsal carinae almost obsolete. Second tergite fuscous, coriaceous and with apical margin yellow. Fol-

lowing tergites polished, with widely placed rather long hairs. Third tergite broadly yellow in anterior part and with apical margin yellow. Sternites 1, 2, 3 and 4 white, with widely placed white hairs, their implantations fuscous, giving a rather striking character. Following sternites brown. Ovipositor long, 0.16 of length front wing (about 0.5 of length hind tibia). In other species of *Symplecis* the ovipositor is concealed within subgenital plate.

The name invisitata is from the Latin for "uncommon".

Material examined. – Sverige: ♀, holotype, Messaure, 18. VII. 1971, leg. Karl Müller (coll. Townes, Ann Arbor).

*Symplecis beaumontor* Aubert

*Symplecis beaumontor* Aubert, 1968, Bull. Soc. Ent. de Mulhouse (mai–juin): 37–38, ♀♂

Characteristics of the female: Front wing 3.6–4.1 mm. Palpi brown. Mandible turned inwards, lower tooth facing oral cavity. Clypeus convex. Inner margins of eyes strongly convergent, mutual distance at clypeus 0.3 of distance at lower ocellus. Face, frons, vertex and temple polished. Antennal scrobes obsolete. Ocelli minute, separated from eye margin at 2.1 × their diameter. Eye surface with sparse, short setae. Postannellus about 7.0 as long as wide. Mesoscutum polished, with adpressed hairs. Notauli strong at prescutal margin, further obsolete. Propodeum with all carinae. Mesopleurum polished. Front wing with areolet. Nervellus intercepted low, no discoidella present. Legs slender, hind femur 5.7–6.7 as long as wide. Hind coxae coriaceous. Spiracles of first gastral segment at 0.6 of length. Hind end of first sternite at 0.68 of length. First tergite polished to somewhat coriaceous, median dorsal carinae not developed. Second tergite finely coriaceous, base of third tergite coriaceous, following tergites polished. Apex of ovipositor not beyond tip of gaster.

Characteristics of the male. Front wing 3.7 mm. Palpi brown. Mandible brown, not turned inwards, lower tooth shorter than upper. Clypeus convex, polished, protruding. Malar space narrow. Eyes converging towards clypeus. Face fuscous, polished, with erect, long hairs. Frons and vertex polished. Antenna without tyloids. Pronotum polished, epomia obsolete. Mesoscutum polished, with subadpressed hairs. Notauli short, with carina. Propodeum with irregular sculpture, all carinae present, except costula. Area superomedia long and narrow. Mesopleurum polished. Front wing with aerolet. Nervellus intercepted low, discoidella obsolete. Legs brown, slender. Middle and hind coxae fuscous, with regular sculpture. Spiracles of first gastral segment at 0.6 of lenght. Second tergite somewhat coriaceous and proximally with some longitudinal striation. Following tergites polished, brown and with long erect hairs.

Material examined. Switzerland: ♂♀, paratypes, Valais, La Pierraz, 2000 m, 5. IX. 1956, leg. J. de Beaumont, coll. J. F. Aubert. Italia: ♀, St. Peter, Ahrntal, Südtirol, 1800 m, Jb/26. VIII. 1967, coll. Haeselbarth.

### Species inquirenda

*Symplecis defectiva* Strobl
*Symplecis defectiva* Strobl, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 112–113

Of the holotype (label AUBERT, 1969) of this species the gaster is lacking. The specimen is indeterminable.

## Genus *Catastenus*

*Catastenus* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 170
*Catastenus:* FÖRSTER, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 74
*Catastenus:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1291
*Catastenus:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2184
*Catastenus:* TOWNES, 1971, The genera of Ichneumonidae part **4:** 202

### *Catastenus femoralis* Förster

*Catastenus femoralis* Förster, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 75
*Catastenus femoralis:* THOMSON, 1888, Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1292
*Catastenus femoralis:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 116
*Catastenus femoralis:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. **4** (Fasc. 28): 2185

There are only two *Catastenus* specimens in the Förster collection.

Characteristics of the lectotype: Labels: Aachen. · Lectotype label of the present author. Female. Front wing 3.25 mm. Eyes strongly convergent. Mesoscutum polished. Propodeum without area superomedia. Apical transverse carina well developed. Hind femur about 4.0 as long as wide. Hind fifth tarsal segment widened, claws large with conspicuous bristles. First tergite slender, slightly widened. Apical margins of tergites yellow. First, second and third tergites coriaceous. Ovipositor short, as long as first tarsal segment of hind leg.

Characteristics of the paralectotype: Labels: Aachen ♂, 21 gl. Paralectotype label of the present author. Male. Front wing 3.0 mm. Palpi and mandible white, teeth brown, lower tooth shorter and somewhat turned inward. Clypeus brown, flat, about 1.6× wider than long. Face polished, with relatively long hairs. Frons and vertex polished. Eyes strongly convergent. Malar space about half as wide as width of postannellus. Scape yellow. Postannellus 3.0 as long as wide. Flagellum with close hairs. Back of head and pronotum not visible, as head is glued to thorax. Mesoscutum polished, scutellum rather convex, carina only at base. Mesopleurum polished. Propodeum with all carinae, but no area superomedia defined. Legs yellow, including front and middle coxae. Hind coxae and hind femur brownish. Hind femur 3.2 as long as wide, tibia stout, both with long adpressed hairs. Claws of hind leg large with long and slender arolium reaching beyond tip of claws and with a ventrally placed brment slender, coriaceous, without median dorsal carinae. Spiracles at 0.4 of length. End of first sternite at about 0.77 of length. Second tergite coriaceous, following tergites more polished. Tergites two to five with apical margin yellow.

Description of the female. Front wing 3.2–3.5 mm. Head black. Eyes strongly convergent. Width between eye margins at clypeal base about the length of fourth antennal segment. Malar space narrow, about as wide as width postannellus. Mandibular teeth brown. Palpi white. Clypeus somewhat wider (1.6×) than long. Face with setiferous punctures. Frons polished. Scape, pedicel and postannellus yellowish brown. Thorax black with pleuron one and front part of pronotum brown. Mesoscutum with setiferous punctures and notaulices poorly developed. Propodeum with all carinae, in certain specimens tdinal carinae lacking. Front wing without areolet. Prepectal carina present. Mesopleurum polished. Front and middle coxae and trochanters white to whitish yellow. Remaining parts of front and middle legs yellow and slender. Middle femur 6.6 as long as wide. Hind coxae more robust, proximally brown, coriaceous. Hind femur robust, 3.5–3.8 as long as wide. Also hind tibia robust. Hind fifth tarsal segment widened, claws large with long and slender arolium reaching beyond tip of claws and attended with a ventrally placed bristly lobe. Tergites one, two and three coriaceous. Fourth tergite proximally coriaceous. Tergites two, three and four with broad apical margin yellow. Ovipositor about as long as second tarsal segment of hind leg.

Material examined. – Austria: ♀, Walchsee, Tirol, 800 m, 4. VI. 1968 (coll. Haeselbarth); 2♂, Aschbach, Tirol, 1400 m, 6. VII. 1976 (coll. Zwakhals). Germany: ♀♂, Aachen (lectotype & paralectotype) (coll. Förster, München); ♀, Reither Alm, 1100 m, Heidelbeere (coll. Haeselbarth); ♀, D., Bay., Rottenbuch, 3. VI. 1974 (coll. Haeselbarth); ♀, Oberbiberg bei München, Heidelbeere (coll. Haeselbarth); ♂, Flintsbach, Inn. B., 550 m, 2. VIII. 1968 (coll. Haeselbarth); ♂, München, Grünwalder Forst, 26. VII. 1958 (coll. Haeselbarth). Italia: ♂, Campi, Riva s. Garda, 1000 m, C/7. VII. 1966 (coll. Haeselbarth). Netherlands: ♀, Nunspeet, 3. VIII. 1975 (coll. Zwakhals).

### *Phosphorus*, new genus

The available specimens examined, agree with the generic key of Townes (1971, page 180–183) only as far as item 24, but the ovipositor is obviously too long to fit the descriptions of *Symplecis* and *Catastenus*. A second character is the parallel running inner margins of the eye in the female as compared with the strongly converging inner eye margins of *Symplecis* and *Catastenus* females.

The species was originally described by Strobl (1903) in the genus *Entypoma*, but this is not tenable on the ground of item 7 in Townes' key, as the apex of the first sternite lies behind the middle of its tergite.

The characters of the genus are given in the following description of Strobls holotype of *Entypoma rugosissimum*.

There is a single known species. It occurs in Austria and Germany.

Type species: *Phosphorus rugosissimus* (Strobl, 1903).

Male unknown.

The generic name refers to the latin word for morning star.

*Phosphorus rugosissimus* (Strobl) (new combination)

*Entypoma rugosissimum* Strobl, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40**: 114, ♀

Characteristics of the holotype: Labels: an original green label Johnsbachern 3. VIII. 1885, ♀. Type label Aubert, 1975. Female. Front wing 5.0 mm. Palpi whitish. Mandibles yellow, length of teeth equal. Clypeus about 2.0 as wide as long, flat, upper half fuscous, lower part yellow. Malar space narrow, about 0.3 of width mandibular base. Face polished, dark brown. Inner margins of eyes parallel. Frons and vertex polished, fuscous. Hind ocellus about 1.5 of its diameter from eye margin. Postannellus about 7.0 as long as wide. Pronotum for the greater part polished, front margin conspicuously broad, dorsally with a groove, on both sides flanked by a carina. Mesoscutum steeply rising, polished, with strong notauli, meeting in center. Propodeum with rough irregular to transverse sculpture. Pleural and lateral longitudinal carinae more or less present, median longitudinal carinae absent. Apical transverse carina strong, lying near to orifice. Front wing with areolet. Nervellus intercepted below the middle. Discoidella present. Mesopleurum polished. Prepectal carina strong, reaching to middle of pronotal hind margin. Front and middle coxae whitish, hind coxae brown. Hind femur about 4.0 as long as wide. Hind tibia very long and slender, slightly shorter than length of thorax. First tergite long and slender, about 3.0 as long as wide at apex, with rough sculpture, spiracles at about 0.76 of length. Tergites two and three with rough sculpture and broad apical yellow margin. Ovipositor long, about the length of hind femur beyond apex of gaster.

Characteristics of a female: Labels: Germany: ♀, Flintsbach Inn. B. 550 m, 2. VIII. 1968 (coll. Haeselbarth). Front wing 5.0 mm. Head black. Clypeus almost 2.0 as wide as long. Face with some irregular sculpture. Frons polished. Hind ocellus 1.5 of its diameter from eye margin. Postannellus 9.0 as long as wide, slender. Following three flagellar segments also slender. Thorax black. Mesoscutum with strong and deep notauli, meeting in center, median lobe convex. Front wing with areolet. Propodeum with lateral longitudinal, pleural and apical transverse carinae defined. Prepectal carina reaching subtegular ridge. Upper part of mesopleurum polished. Front and middle coxae and trochanters whitish yellow. Remaining parts of front and middle legs brown. Hind coxae fuscous. Hind femur robust, brown, 4.3 as long as wide. Claws of hind tarsus robust. Gaster black, with apical margins of all tergites yellow. Spiracles of first segment at 0.76 of length. First and second tergite with rough sculpture, following tergites gradually more smooth. Ovipositor long, 0.25 of length front wing.

Material examined. – Austria: ♀, holotype of *Entypoma rugosissimum* Strobl, type label Aubert 1975; Johnsbachgraben, 3. VIII. 1885. Strobl (CDCS, Museum Admont). Germany: ♀, Flintsbach, Inn. B. 550 m, 2. VIII. 1968 (coll. Haeselbarth).

Remark. – The genus *Phosphorus* can be inserted into the key to *Microleptine* genera of Townes (1971, page 180–183) as follows.

24. Ovipositor 0.35–0.50 as long as hind tibia. Much of the basal part of sheath and of the ovipositor concealed within subgenital plate. Front wing 2.8–4.7 mm long. Females with inner eye margins converging . . . . . . . . 25

– Ovipositor obvious, about the length of hind femur beyond apex of gaster. Front wing 5.0 mm. Females with eye margins parallel.
*Phosphorus* new genus (page 129).

25. Hind femur about 4.5 as long as deep. Clypeus about 1.3 as wide as long. Claws of hind tarsus moderately large. All regions except Australian Region. 20
*Symplecis* (page 123).

– Hind femur about 3.5 as long as deep. Clypeus about 1.6 as wide as long. Claws of hind tarsus exceptionally large. Holarctic Region . . . . . . . . . . 21
*Catastenus* (page 128).

## Supplement on the genus *Eusterinx*

*Eusterinx* Förster, 1868, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 172
*Eusterinx:* FÖRSTER, 1871, Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 107
*Catomicrus* Thomson, 1888, Opusc. ent. 38 (Fasc. 12): 1285
*Catomicrus:* STROBL, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 116
*Stroblia* Schmiedeknecht, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2182
*Eusterinx:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 2186
*Eusterinx:* AUBERT, 1968, Bull. Soc. Ent. de Mulhouse (mai-juin): 37–41
*Eusterinx:* TOWNES, 1971, The Genera of Ichneumonidae. Part **4:** 202–203

In the material from the collections of Haeselbarth and Zwakhals there were several interesting specimens which agreed with the type of *Catomicrus alpigenus* Strobl, 1903. One species of *Eusterinx* is described as a new species in the subsequent section.

### *Eusterinx alpigena* (Strobl)

*Catomicrus alpigenus* Strobl, 1903, Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40:** 116.
*Stroblia alpigena:* SCHMIEDEKNECHT, 1911, Opusc. Ichneum. 4 (Fasc. 28): 218

Characteristics of the holotype of *Catomicrus alpigenus:* Labels: *Catomicrus alpigenus* m. 8/6 99, Styriae alp. Strobl. Holotype label of the present author. Female. Front wing 3.3 mm. Mandible single pointed. Propodeum with strong apophyses. No discoidella present. First, second, third and fourth tergite with fine longitudinal striation. Ovipositor about 0.2 of length front wing.

Characteristics of the female: Front wing 3.1–3.6 mm. Head black. Mandible single pointed. Eyes convergent towards clypeus, not touching clypeal margin. Malar space present. The anterior tentorial pit (clypeal fovea) is situated in a conspicuous depression between eye margin and clypeus. Clypeus black to brown, somewhat convex, about as wide as long. Face and frons polished. Thorax black. Mesoscutum with strong notaulices, meeting centrally. Front wing without areolet. No discoidella present. Propodeum with area superomedia distally open. Strong apophyses present. Front and middle legs yellowish to brownish, including coxae. Hind coxae coriaceous and black. Hind femur 5.0 as long as wide. Gaster black, hind margins of tergites 2, 3 and 4 brown. Spiracle of first segment at 0.7 of length. First tergite with strong striation, second and third tergite with gradually weaker striation. Ovipositor long, about 0.2 of length front wing.

Characteristics of the male: Front wing 3.2–3.6 mm. Head black. Eyes not convergent. Malar space present. Clypeus black, apically somewhat brown, slightly wider than long, somewhat convex. The anterior tentorial pit is lying in a depression between eye margin and clypeus. Face and frons with setiferous punctures. Eighth antennal

segment ventrally with a somewhat concave and smooth area. Thorax black. Mesoscutum slightly hunched, with strong notaulices meeting centrally and adpressed hairs. Front wing without areolet. No discoidella present. Propodeum with all carinae and strong apophyses. Prepectal carina present. Mesopleurum polished. Front coxae brownish. Middle and hind coxae coriaceous and fuscous. Front and middle legs ochreous yellow. Hind femur brown, robust, 4.4 as long as wide and with conspicuous adpressed hairs. The thorax ventrally, including coxae, with adpressed hairs. Median sternal groove (mesolcus) deep. Gaster black. Spiracles of first segment at 0.5 of length. First tergite with strong striation, on second and third tergite gradually weaker. Tergites two, three and four coriaceous.

Material examined. Austria: ♀, holotype *Catomicrus alpigenus* Strobl, 8. VI. 1899, Styriae alp. (Strobl coll. Admont). Germany: ♀, Lippoldshausen G/, 21. V. 1967; ♂, Lippoldshausen G/, 21. V. 1967 (coll. Haeselbarth). Netherlands: ♂, Asperen (Prov. Zd Hol.), 21. V. 1973; ♀, Asperen, 1. VI. 1973 (both coll. Zwakhals).

*Eusterinx inaequalis* nova species

Characteristics of the holotype: Labels: Holland, Asperen (prov. Zd Hol.), 28. VI. 1972, leg. C. J. Zwakhals. Holotype label of author. Female. Front wing 3.2 mm. Head black. Large eyes strongly convergent towards clypeus, touching clypeal margin. Mandible single pointed, lower tooth not visible. Clypeus about as wide as long, ventrally somewhat protruding, with sparse vertical hairs. Palpi yellow. Face polished with sparse, vertical hairs. Scape and pedicel yellow. Frons polished. Thorax brownish black. Mesoscutum with strong, deeply impressed notaulices, meeting centrally and with conspicuous transverse ridges. Prescutal margin turning inward and towards the notaulices. Prescutum coriaceous. Mesoscutum with adpressed hairs. Tegulae brownish. Prepectal carina well developed, reaching pronotal margin somewhat below wing base. Mesopleurum polished. Propodeum with all carinae. Front wing with areolet. Discoidella not present. Front and middle coxae yellow. Hind coxae brown, coriaceous. Remaining parts of front and middle legs yellow. Hind legs brown. Hind femur 6.4 as long as wide. The most conspicuous character of this species is the sculpture of the second and third tergite. Proximal 0.75 part of second tergite coriaceous and striate, distal part polished. About 0.5 part of third tergite striate, distal part polished. The two different parts of the third tergite are separated by a conspicuous suture, almost giving the impression of two tergites. There is a weak indication of such a suture on tergite four. Ovipositor long, 0.6 as long as hind femur.

Remark. The name is from inaequalis, alluding to the inequality of the tergite sculpture.

Characteristics of a paratype: Labels: Holland, Asperen, 27. VIII. 1972, leg. C. J. Zwakhals. Paratype label of the author. Male. Front wing 3.0 mm. Head black. Eyes slightly converging, not touching clypeal margin. Malar space present. Clypeus brown, about 2× as wide as long, proximal margin somewhat incurved. Palpi yellow, long, reaching beyond front coxae. The conspicuous sculpture of the tergites is the same as in the female, but in the male the tergites 2, 3, 4 and 5 have these striking features.

Material examined. Italia: ♂, paratype, Riva s. Garda, 800 m, B. 7. IX. 1967 (coll. Haeselbarth). Netherlands: ♀, holotype, Asperen, 28. VI. 1972 (coll. Zwakhals); ♀, paratype, Asperen, 6. VIII. 1972 (coll. Zwakhals); ♂, paratype, Asperen, 27. VIII. 1972 (coll. Zwakhals).

## Zusammenfassung

Wiederbeschreibungen westpaläarktischer Arten nachfolgender Gattungen werden gegeben: *Microleptes* Gravenhorst; *Hemiphanes* Förster; *Oxytorus* Förster; *Hyperacmus* Holmgren; *Entypoma* Förster; *Allomacrus* Förster; *Apoclima* Förster; *Cylloceria* Schiodte; *Aniseres* Förster; *Pantisarthrus* Förster; *Dialipsis* Förster; *Laepserus* Förster; *Symplecis* Förster und *Catastenus* Förster.

Der Gattungsname *Laepserus* Förster wird anstatt von *Blapticus* Förster eingeführt. Die Typusart von *Blapticus* erwies sich als eine Art von *Symplecis*.

Ein Nachtrag zur Gattung *Eusterinx* wird gegeben.

Zwei neue Gattungen werden aufgestellt und zwar *Phosphorus* mit *Entypoma rugosissimum* Strobl, 1903 als Typusart und *Ephalmator* mit *E. subsimilis* nova species als Typusart.

Die folgenden neuen Arten werden beschrieben: *Hemiphanes townesi; Pantisarthrus dispar; Laepserus restrictus; Ephalmator subsimilis; Symplecis invisitata; Symplecis infavorabilis* und *Eusterinx inaequalis.*

*Cylloceria marginator* Schiodte und *Chalinoceras altior* Heinrich werden als Formen von *Cylloceria melancholica* Gravenhorst aufgefaßt. *Blapticus crassulus* Thomson, 1888 wird als eine Form von *Laepserus dentifer* (Thomson, 1888) betrachtet.

Holotypen und Lectotypen verschiedener Arten werden festgelegt.

## References

AUBERT, J. F. 1964: Révision des travaux concernant les Ichneumonides de France et 4e supplément au Catalogue de Gaulle. – Bull. mens. Soc. Linn. de Lyon **33:** 57–65

— — 1968: Révision des travaux concernant les Ichneumonides de France et 6e supplément au Catalogue de Gaulle. – Bull. mens. Soc. Linn. de Lyon **37:** 133–144

— — 1968: Révision du Genre *Eusterinx* Först. et descriptions d'autres Ichneumonides Microleptinae inédites. – Bull. Soc. Ent. Mulh. Mai–juin: 37–41

— — 1970: Révision des travaux concernant les Ichneumonides de France et 7e supplément au Catalogue de Gaulle. – Bull. mens. Soc. Linn. de Lyon **39** (9): 271–280

— — 1975: Révision des *Aperileptus* Först. et *Plectiscidea* Vier. *(Plectiscus auct.)* de FÖRSTER et de STROBL. – Opusc. Zool. **138:** 1–8

— — 1977: Révision des Ichneumonides *Proclitus* Foerst., *Pantisarthrus* Foerst., *Aniseres* Foerst. et *Halictes* Hal. – Spixiana **1** (2): 141–149

BRAUNS, S. 1905: Die Gattung *Lampronota* Hal. – Zeitschr. syst. Hym. Dipt. **5:** 132–134

BRISCHKE, C. G. 1880: Die Ichneumoniden der Provinzen West- und Ostpreußen. – Schrift. naturf. Ges. Danzig N. F. **4** (Heft 4): 108–210

FITTON, M. G. 1976: The Western Palaearctic Ichneumonidae of British Authors. – Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.) **32** (8): 301–373

— — M. G. & I. D. GAULD 1976: The family-group names of the Ichneumonidae (excluding Ichneumoninae). – Systematic Entomology **1:** 247–258

— — 1978: Further notes on family-group names of Ichneumonidae. – Systematic Entomology **3:** 245–247

FÖRSTER, A. 1868: Synopsis der Familien und Gattungen der Ichneumonen. – Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **25:** 135–221

— — 1871: Übersicht der Gattungen und Arten der Familie der Plectiscoiden. – Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. **28:** 71–123

GRAVENHORST, J. L. C. 1820: Monographia ichneumonum Pedemontanae regionis. – Mem. Acad. Sci. Torino **24**: 275–388

— — 1829: Ichneumonologia Europaea **1** (31): 1–830 Vratislaviae.

— — 1829: Ichneumonologia Europaea **2** (2): 1–989

HEINRICH, G. 1953: Ichneumoniden der Steiermark. – Bonn. Zool. Beitr. **4** (Heft 1–2): 151–152

HELLÉN, W. 1915: Beiträge zur Kenntnis der Ichneumoniden Finnlands I Subfamilie Pimplinae. – Acta Soc. Fauna Flora fenn. **40** (6): 48

— — 1937: Für die Fauna Finnlands neue Ichneumoniden II Cryptinae, Pimplinae. – Notul. ent. **17**: 5–13

— — 1940: Enumeratio insectorum Fenniae II. Hymenoptera 2. Terebrantia. Helsinki.

JUSSILA, R. 1965: The Ichneumonidae of the Kevojoki Area in Inari Lapland (Finland). – Ann. Univ. Turkuensis A (II) **34**: 1–186

HOLMGREN, A. E. 1856: Monographia Tryphonidum Sueciae. – K. Svenska Vet. Akad. Handl. N. F. **1** (2): 305–394

— — 1881: Novas species insectorum cura et labore A. E. Nordenskiöldii e Novaia Semlia coactorum: 13

KERRICH, G. J. 1939: Systematic Notes on the Oxytorina. – Opusc. ent. **4**: 126–128

MEYER, N. F. (Th.) 1936: Tableaux analytiques de la Faune de l' URSS. Leningrad. Tryphoninae **6**: 1–356

MUESEBECK, C. F. W., K. V. KROMBEIN & H. K. TOWNES 1951: Hymenoptera of America North of Mexico. – Agric. Monograph (Washington) 2: 1–1420

PERKINS, J. F. 1962: On the Type Species of FOERSTERs Genera. – Bull. Br. Mus. nat. Hist., Entomology **2** (8): 385–438

ROMAŇ, A. 1923: Ichneumonids reared from Diptera Nematocera. – Ent. Mon. Mag. **59**: 71–76

ROSSEM, G. VAN 1974: The GRAVENHORST, SCHIØDTE and FOERSTER Types, belonging to the Genus *Megastylus* Schiødte, 1838, with Keys to the Species. – Tijdschr. Ent. **117**: 273–285. Pl. 1

SCHMIEDEKNECHT, O. 1907: Opuscula Ichneumonologica. Pimplinae. **3** (17): 1281–1360

— — 1911: Opuscula Ichneumonologica. Plectiscina. **4** (28 & 29): 2161–2271

— — 1912: Opuscula Ichneumonologica. Tryphoninae. **5** (32): 2483–2562

— — 1924: A short summary of the section Tryphonides Prosopi. – Ent. Mon. Mag. **60**: 45–48

— — 1925: Opuscula Ichneumonologica. Tryphoninae. **5** (40): 3123–3202

SCHIØDTE, J. C. 1838: Ichneumonidarum, ad faunam Daniae pertinentium, genera et species novae. – Rev. Zool. Soc. Cuvierienne **1**: 140

— — 1839: Ichneumonidarum, ad Faunam Daniae pertinentium, genera et species novae, descripsit. – Mag. Zool. D'anat. Comp. et de Pal. **II**: 1–..., Pl. 6–10

STROBL, G. 1901: Hymenoptera aus Ungarn und Siebenbürgen. Gesammelt von Professor Gabriel Strobl und Professor Thalhammer. – Verh. Mitt. Siebenb. Ver. Naturw. Hermannstadt **50**: 43–79

— — 1903: Ichneumoniden Steiermarks. – Mitt. Nat. Ver. f. Steierm. **40**: 43–142

THOMSON, C. G. 1877: Bidrag till kännedom om Sveriges pimpler. – Opusc. ent. **27** (Fasc. 8): 732–777

— — 1883: Bidrag till kännedom om Skandinaviens tryphoner. – Opusc. ent. **32**: 387–936

— — 1888: Bidrag till Sveriges insectfauna. – Opusc. ent. **37** (Fasc. 12): 1202–1265

— — 1888: Försök till gruppering af slägtet *Plectiscus* (Grav.). – Opusc. ent. **38** (Fasc. 12): 1266–1318

TOWNES, H., 1967: Taxonomic notes on *Kentrotryphon*, *Ktenostilpnus* and *Parentypoma* – Proc. Ent. Soc. Wash. **69** (1): 58–59

— — 1969: The Genera of Ichneumonidae, part 1. – Mem. Amer. Ent. Inst. **11**: 1–300. Pl. 1–134. Ann Arbor

— — 1971: The Genera of Ichneumonidae, part 4. – Mem. Amer. Ent. Inst. **17:** 1–372. Pl. 1–217. Ann Arbor

VIERECK, H. L. 1914: Type species of the Genera of Ichneumon flies. – U. S. Nat. Mus. Bull. **83:** 1–186



**SPIXIANA – ZEITSCHRIFT für ZOOLOGIE**

erscheint im Selbstverlag der
Zoologischen Staatssammlung München

Der Preis je Band (3 Hefte) beträgt 100,– DM. Supplementbände werden gesondert nach Umfang berechnet. Mitglieder der ,,Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" können die Zeitschrift zum ermäßigten Preis von 40,– DM beziehen.

**SPIXIANA – Journal of Zoology**

is edited by
The State Zoological Collections München

The price of each volume (3 numbers) is 100,– DM. Supplements are charged at special rates depending on the number of printed pages. Members of the ,,Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" may order the journal at the reduced rate of 40,– DM.

Bestellungen sind zu richten an die
Orders should be addressed to the library of the

Zoologische Staatssammlung München
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

**Hinweise für Autoren**

Die Manuskripte sollen in zweifacher Ausfertigung eingereicht werden. Sie sollen einseitig und weitzeilig mit mindestens vier cm breitem Rand geschrieben sein. Sie müssen den allgemeinen Bedingungen für die Abfassung wissenschaftlicher Manuskripte entsprechen. Für die Form der Manuskripte ist die jeweils letzte Ausgabe der SPIXIANA maßgebend und genau zu beachten. Eine englische Zusammenfassung ist der Arbeit voranzustellen. Tabellen sind, wie auch die Abbildungsvorlagen, gesondert beizufügen. Der Gesamtumfang eines Beitrages sollte nicht mehr als 2 Druckbogen (32 Druckseiten), Kurzbeiträge weniger als 3 Druckseiten umfassen.
Die Herausgabe dieser Zeitschrift erfolgt ohne gewerblichen Gewinn. Mitarbeiter und Herausgeber erhalten kein Honorar. Die Autoren bekommen 50 Sonderdrucke gratis, weitere können gegen Berechnung bestellt werden.

**Notice to Contributors:**

The manuscript should be presented in two complete copies. It must be typed on one side of the paper only and double spaced with a margin of at least four centimeters. It should correspond to the universal composition of scientific manuscripts. The form should observe the SPIXIANA standard outlay set up in the previous issue. An English abstract should precede the paper. Tables, graphs and illustrations must be enclosed separately. The total text of a contribution should not exceed two galley proofs (32 printed pages). Short contributions consist of less than three printed pages.
The publication of this journal ensues without material profit. Co-workers and publishers receive no payment. The authors get 50 reprints free of charge and more may be ordered on payment.

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

Bisher erschienen:

Band 1, 328 Seiten, 1977–1978

Band 2, 296 Seiten, 1979

Band 3, 320 Seiten, 1980

Supplementband 1: GUSTAV PETERS, 1978:

Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden.

206 Seiten und 80 Seiten mit 324 Abbildungen und 20 Tabellen.

Supplementband 2: HERMANN ELLENBERG, 1978:

Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae) in Mitteleuropa.

211 Seiten mit 47 Abbildungen und 41 + 6 Tabellen.

Supplementband 3: JENS LEHMANN, 1979:

Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas

(Systematik, Ökologie, Verbreitung und Produktionsbiologie).

Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire.

144 Seiten mit 252 Abbildungen und 11 Tabellen.








SMITHSONIAN
INSTITUTION
LIBRARIES

